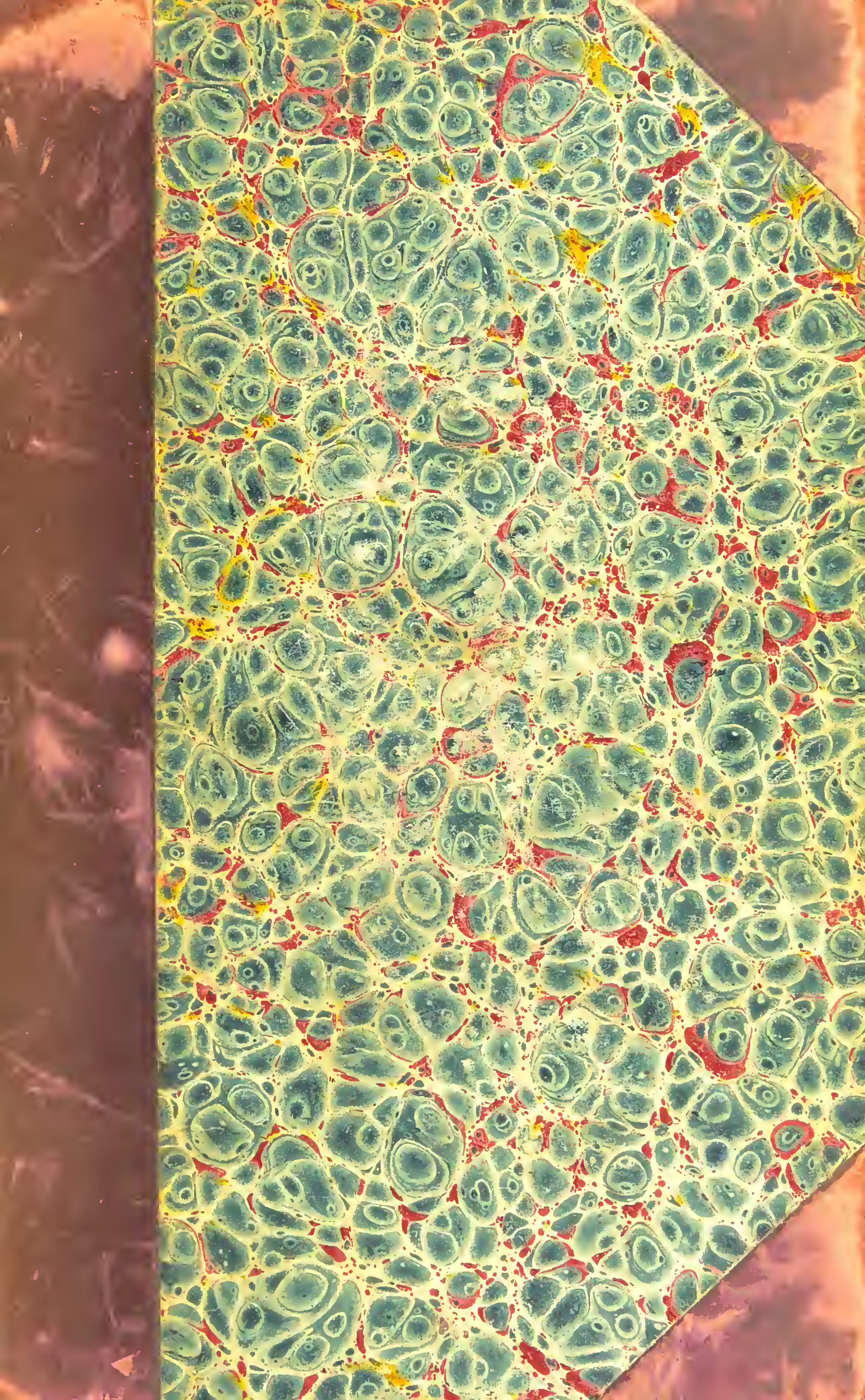



3 0106 01799762 7

p. 150
p. 242-3 as bearing on o.n. in G.

LEÇONS

SUR

LA PHYSIOLOGIE

GÉNÉRALE ET COMPARÉE

DU SYSTÈME NERVEUX

Paris — Imprimerie de E. Martinet, rue Mignon, 2.

LEÇONS

SUR

LA PHYSIOLOGIE

GÉNÉRALE ET COMPARÉE

DU SYSTÈME NERVEUX

FAITES AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

PAR

A. VULPIAN

Chargé, comme suppléant, du cours de Physiologie comparée au Muséum d'histoire naturelle,
Agrégé de la Faculté de médecine,
Médecin des Hôpitaux, Lauréat de l'Institut (Prix de Physiologie expérimentale),
Membre et ancien président de la Société Philomathique,
Membre et ancien vice-président de la Société de Biologie,
Membre de la Société Anatomique,

RÉDIGÉES

Par M. Ernest BRÉMOND

REVUES PAR LE PROFESSEUR

PARIS

GERMER BAILLIÈRE, LIBRAIRE-ÉDITEUR

RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE, 17

Londres — H. Baillière, 219, Regent-street.

New-York — Baillière brothers, 440, Broadway.

MADRID, C. BAILLY-BAILLIÈRE, PLAZA DEL PRINCIPE ALFONSO, 16.

1866


UNIVERSITY OF LEEDS
MEDICAL LIBRARY

AVERTISSEMENT

Les leçons qui composent cet ouvrage ont été faites pendant l'année 1864 : elles ont été rédigées et publiées en partie par M. Ernest Brémond dans la *Revue des cours scientifiques*. L'auteur, cédant à de pressantes sollicitations de la part de ses auditeurs et des lecteurs de la *Revue*, s'est décidé à les réunir en un volume, en y ajoutant des développements qui n'avaient pas pu prendre place dans la publication primitive et qui ont presque doublé la quantité des matières.

Ainsi modifié, cet ouvrage contient, comme le lecteur pourra s'en convaincre, un grand nombre de recherches personnelles, et qui, sur beaucoup de points, sont tout

à fait inédites: il ne peut manquer de fournir d'utiles données à la physiologie du système nerveux. L'étude consciencieuse, faite par l'auteur, de cette partie si élevée et si importante de la science, attirera, nous n'en doutons pas, l'attention de tous ceux qui s'intéressent aux progrès des connaissances humaines.

L'Éditeur.

LEÇONS

SUR

LA PHYSIOLOGIE

GÉNÉRALE ET COMPARÉE

DU SYSTÈME NERVEUX

PREMIÈRE LEÇON

7 juin 1864.

LEÇON D'OUVERTURE.

Introduction. — Objet du cours. — Considérations générales sur l'ensemble du système nerveux. — Division en parties centrales et parties conductrices. — Plan général du cours.

M. Flourens, désirant terminer des travaux importants dont il s'occupe en ce moment, m'a chargé de faire cette année le cours de physiologie comparée. C'est une marque d'estime qui me touche profondément. C'est à lui, je ne l'oublierai pas, que je dois l'honneur de prendre la parole dans ce Muséum célèbre où se sont fait entendre et où se font encore entendre chaque jour tant de professeurs éminents. Je devais, avant tout, l'en remercier publiquement.

Je dois aussi des remercîments à M. Philipeaux, son aide-

naturaliste, auquel revenait de droit cette suppléance, et que sa vive amitié pour moi a poussé à s'effacer pour me laisser asseoir à cette place qu'il eût pourtant si bien tenue.

L'objet du cours de cette année est la physiologie comparée du système nerveux. Or, avant tout, il nous faut bien déterminer quelles sont les parties du corps des animaux que l'on réunit sous le nom de système nerveux, et quelles sont, d'une façon très-générale, les attributs physiologiques et les fonctions de ce système.

Lorsqu'on étudie les êtres placés dans les rangs inférieurs du règne animal, on voit que les plus simples d'entre eux ne consistent qu'en une masse limitée d'une substance homogène, ne contenant aucun élément anatomique figuré. Toutes les fonctions s'exécutent chez eux au moyen de cette substance homogène, uniforme, de ce *sarcode*, pour employer le nom que lui a donné Dujardin. Ces animaux se nourrissent sans tube digestif, respirent sans organes respiratoires, ont une sorte de circulation sans organes circulatoires, se meuvent et sentent sans système nerveux, sans muscles et sans organes des sens. Parmi ces Protozoaires, il en est cependant quelques-uns chez lesquels commencent à se dessiner, sous la forme la plus rudimentaire, des organes particuliers, soit pour la locomotion, soit pour la circulation. Mais ce n'est là qu'une ébauche de ce qu'on trouve en gravissant quelques degrés de l'échelle animale. Bientôt on rencontre des animaux dont le corps est entièrement composé par des éléments anatomiques distincts. Ici apparaissent des cellules accolées les unes aux autres; ce n'est plus une matière amorphe.

Il est vrai que ces animaux sont encore composés par des cellules à peu près semblables, et destinées presque toutes au même usage. Tels sont les Polypes d'eau douce célèbres par les expériences de Trembley.

On sait, en effet, que la cavité digestive chez les Hydres est constituée par un simple enfoncement de la substance du corps, communiquant à l'extérieur par une seule ouverture qui sert à la fois de bouche et d'anus. Trembley, en renversant ces polypes comme un doigt de gant, en substituant la paroi extérieure à la paroi digestive, a vu la vie persister et les phénomènes digestifs s'accomplir par cette paroi extérieure devenue intérieure. Bien plus, Trembley mutilait ces animaux, les segmentait en tous sens, et chacun des segments, loin de périr, se développait et reproduisait un animal complet. Vous le voyez, les fonctions sont encore diffuses chez ces animaux; toutes les cellules ont la même structure, les mêmes aptitudes physiologiques, et elles peuvent ainsi se suppléer les unes les autres.

Faisons quelques pas encore, et, parmi les éléments anatomiques qui constituent l'animal, nous en distinguons qui ont des formes particulières et des destinations fonctionnelles spéciales. La division du travail physiologique, cette grande loi de perfectionnement mise en évidence par M. Milne Edwards, commence à s'effectuer. Certains éléments vont s'unir sous des formes déterminées pour constituer des appareils de digestion, de circulation et de respiration. D'autres éléments de forme, de structure, de composition chimique distinctes, seront chargées de la motilité : ce seront les éléments musculaires formant les muscles. D'autres éléments, enfin, non moins distincts par

leurs divers caractères, le seront tout autant par leurs fonctions : ce seront les éléments nerveux. Des cellules particulières, une matière granuleuse spéciale, et des fibres différentes de tous les autres éléments anatomiques se grouperont en offrant une disposition qui leur est propre, et le système nerveux sera constitué.

Or, le système nerveux, dès qu'il apparaît, va jouer le plus grand rôle, non-seulement dans les fonctions de la vie animale, mais encore dans celles de la vie organique. Vous savez que depuis Bichat, qui a emprunté l'idée et les éléments principaux de cette distinction à Buffon, on appelle *vie animale* l'ensemble des fonctions qui appartiennent exclusivement aux animaux, et *vie organique* l'ensemble des fonctions qui, avec des modifications variées, souvent profondes, appartiennent également aux animaux et aux végétaux.

Nous adopterons cette distinction, qui offre de grands avantages pour l'exposition des faits, mais qui ne doit pas être acceptée comme l'expression absolument exacte de la vérité, puisque les fonctions dites animales peuvent exister, à un degré évidemment très-inférieur, chez les végétaux, et qu'on les voit d'autre part s'effacer peu à peu chez certains animaux inférieurs, au point qu'elles semblent même disparaître chez quelques-uns d'entre eux. Mais laissons de côté pour le moment ces difficultés, et contentons-nous pour le moment de ce groupement systématique des fonctions que nous venons d'indiquer.

Quelles sont les fonctions animales? La sensibilité, la motilité, l'instinct et l'intelligence. L'animal entretient, pour ainsi dire, un commerce continuel avec le monde extérieur, en reçoit des impressions et réagit. Tantôt ces

impressions déterminent un phénomène de sensibilité, une sensation, à l'occasion de laquelle l'animal exécutera des mouvements variés, souvent adaptés à un but, et il y aura phénomène sensitivo-moteur et automatique, sans délibération préalable. Tantôt les impressions venues du monde extérieur ne produiront pas de sensations, et cependant il y aura encore une réaction constituée par des mouvements en général peu compliqués relativement, mais qui parfois présentent aussi une adaptation bien déterminée à un but; il se produira là ce que l'on désigne sous le nom d'action réflexe.

Dans les conditions dont je viens de parler, il y a véritablement relation entre le monde extérieur et l'animal. Le monde extérieur fournit les excitations, et l'animal réagit; mais voici un autre ordre de phénomènes dans lequel le rôle du monde extérieur, comme agent excitateur, n'est plus aussi direct. On voit chez les animaux se manifester des mouvements qui ne paraissent déterminés par aucune provocation extérieure. L'excitation naît ici dans l'animal lui-même: une sorte de tendance impérieuse le pousse à exécuter divers actes souvent très-compliqués et qui sont en rapport avec la conservation de l'individu ou de l'espèce. Ce sont les phénomènes de l'instinct dont je veux parler, vous le comprenez bien.

Enfin, au lieu de sensations brutes pour ainsi dire, l'animal aura des perceptions, et à l'occasion de perceptions actuelles ou de perceptions anciennes exhumées par la mémoire et fixées par l'attention, il pourra se livrer à une sorte de délibération, à des jugements suivis d'ordinaire d'une décision; et alors des mouvements pleinement volontaires pourront se produire. Ce sont là les phénomènes

de l'intelligence qui se montrent à l'état d'ébauche chez les Invertébrés, et offrent déjà une importance beaucoup plus grande chez un grand nombre de Vertébrés. Chez les Mammifères supérieurs, ces phénomènes se manifestent d'une façon remarquable, se compliquent chez quelques-uns d'entre eux de phénomènes affectifs, et ils prennent chez l'Homme un développement tellement considérable, un caractère tellement élevé, que des naturalistes ont pu être entraînés à voir là des raisons suffisantes pour faire de l'Homme un règne à part : le règne Hominal. Singulière illusion scientifique ! Pour moi, c'est le dernier terme de l'admiration de l'homme par l'homme.

Chez tous les animaux doués d'un système nerveux, c'est lui qui préside à tous ces phénomènes de la vie animale, depuis la plus simple action réflexe jusqu'aux opérations les plus complexes de l'intelligence ; ou plutôt tous ces phénomènes d'innervation ne sont que les produits et les manifestations de l'activité des diverses parties de ce système. Tel est le tableau rapide que j'avais à vous présenter sur les fonctions de la vie animale.

Le système nerveux, vous ai-je dit, prend encore une grande part aux fonctions de la vie organique chez les animaux. En effet, chez eux, et ils sont en cela pour la plupart bien différents des végétaux, les fonctions organiques ne s'exécutent qu'à la condition de certains mouvements plus ou moins étendus, plus ou moins énergiques des organes où s'accomplit la fonction, mouvements dont le plus grand nombre échappent complétement à la connaissance de l'animal. Ainsi la fonction préparatoire de la nutrition, c'est-à-dire la digestion, fonction qui n'existe du reste que chez les animaux, exige pour s'accomplir un

certain nombre de mouvements dont quelques-uns sont volontaires, ou sont au moins provoqués par l'instinct, mais dont le plus grand nombre sont le résultat d'actions excito-motrices, sont en un mot des mouvements réflexes. Ainsi encore la circulation a lieu le plus ordinairement sous l'influence d'un organe de propulsion, et est souvent gouvernée dans les régions éloignées de cet organe par la mise en jeu de la contractilité des parois des vaisseaux. Citons enfin, comme dernier exemple, les mouvements respiratoires soumis en partie au contrôle de l'animal et les mouvements purement réflexes des canaux des glandes. Or, ai-je besoin de vous le dire? tous ces mouvements impliquent l'intervention du système nerveux.

Quelle est donc, envisagée d'un point de vue général, la disposition de ce système qui joue un si grand rôle dans la vie des animaux?

Le système nerveux se compose de deux ordres d'organes : des organes centraux et des organes périphériques. Les organes centraux, ainsi nommés parce que ce sont des centres de réception et de réaction, se présentent soit sous la forme de petits renflements, dont nous étudierons la structure plus tard, et que l'on nomme ganglions nerveux, soit sous la forme d'une masse plus ou moins considérable constituée de parties distinctes mais continues, c'est l'*axe cérébro-spinal* des Vertébrés que l'on peut appeler le *myélencéphale*. C'est vers ces centres que vont se rendre les excitations produites dans un point quelconque de la périphérie, et c'est de ces centres que partent les réactions motrices provoquées par ces excitations. C'est aussi là le point de départ des manifestations instinctives et intellectuelles.

La transmission des réactions se fait par les organes conducteurs, par les nerfs. On les distingue, suivant le sens de la transmission qu'ils opèrent, en nerfs centripètes ou afférents et en nerfs centrifuges ou efférents. Des nerfs centripètes, les uns sont appelés surtout sensitifs, parce que la mise en jeu de leur activité détermine des sensations dans l'état ordinaire ; ce sont surtout les nerfs de l'enveloppe cutanée, ceux des organes des sens, des membranes muqueuses. Les autres sont appelés nerfs excito-moteurs, parce que leur excitation provoque des mouvements sans qu'il se manifeste habituellement aucun phénomène intermédiaire de sensibilité.

Quant aux nerfs centrifuges ou efférents, ils se rendent presque tous aux muscles, soit de la vie animale, muscles des membres entre autres, soit aux muscles de la vie organique, cœur, vaisseaux, glandes, etc. A cette classe on doit cependant joindre des nerfs qui, bien qu'ayant la même direction d'action, ne sont pas moteurs, comme ceux de l'appareil électrique de la Torpille. On pourrait aussi se demander si certains nerfs centrifuges, ceux des glandes, par exemple, n'ont pas une action sur d'autres éléments que les vaisseaux et les nerfs de ces glandes, à savoir, sur les éléments anatomiques de ces glandes, et, par suite, sur les actions intimes de sécrétion; mais je ne fais que poser cette question sans chercher à la discuter dans ce moment.

En résumé, le système nerveux est constitué par des parties centrales, *myélencéphale* et *ganglions*, et par des parties conductrices, les *nerfs*.

Je dois vous dire encore un mot d'une distinction que l'on

a établie entre les parties centrales, suivant qu'elles sont destinées d'une façon spéciale aux fonctions de la vie de relation ou qu'elles concourent plus particulièrement aux fonctions de la vie organique. Les premières avec leurs nerfs afférents et efférents constituent le *système nerveux de la vie animale,* les dernières également avec leurs nerfs afférents et efférents constituent le *système du grand sympathique.*

Or, on trouve ces deux systèmes, non-seulement chez les Vertébrés, mais aussi chez les Invertébrés, comme nous le verrons plus tard. Chez ceux-ci, les parties centrales des deux systèmes sont constituées également par des ganglions, tandis que, chez les animaux Vertébrés, les parties centrales du grand sympathique sont seules composées exclusivement de ganglions ; les centres nerveux de la vie animale sont, chez eux, formés surtout par cette masse nerveuse considérable que nous avons nommée le myélencéphale. Cette différence est d'ailleurs plus apparente que réelle ; car, avec la plupart des anatomistes et des physiologistes, nous serons conduits à considérer l'axe cérébro-spinal des Vertébrés comme le résultat de la fusion de ganglions qui correspondent à ceux de la chaîne ganglionnaire des Articulés ou Entomozoaires.

Telles sont, envisagées d'un point de vue général, les fonctions et la disposition du système nerveux dans le règne animal. Ces notions préliminaires étaient tout à fait indispensables pour justifier le plan que je désire suivre.

Le cours se composera de deux parties : l'une, consacrée à l'étude de la physiologie générale du système nerveux ;

l'autre, dans laquelle nous nous occuperons de la physiologie comparée de ce système.

Nous commencerons la première partie par l'examen d'une question importante de physiologie générale, et qui nous servira d'introduction. Je vous ai dit que, dès que le système nerveux apparaît chez les animaux, à l'instant les fonctions animales, le mouvement, la sensibilité, l'instinct, se concentrent plus ou moins complétement dans ce système. Mais dans les bas-fonds du règne animal se trouvent un assez grand nombre d'espèces dénuées de tout indice de système nerveux. Beaucoup de Zoophytes, la plupart des Infusoires, et les animaux qui ont été réunis avec eux sous le nom de Protozoaires, nous présentent cette disposition. Comment comprendre l'existence de fonctions semblables à celles de l'innervation sans système nerveux? D'autre part, dans un certain nombre de végétaux se manifestent des phénomènes très-apparents de mouvement et d'excitabilité. En quoi ces phénomènes ressemblent-ils au mouvement et à la sensibilité chez les animaux? En quoi en diffèrent-ils? Telles sont les questions préliminaires que nous examinerons tout d'abord.

Puis nous passerons à l'étude des propriétés et des fonctions du système nerveux. Nous nous occuperons en premier lieu des nerfs, et cette étude nous fournira immédiatement l'occasion de faire ressortir, par un exemple, la différence, peu comprise généralement, qui existe entre les propriétés et les fonctions des diverses parties du système nerveux. Un grand nombre de physiologistes admettent que les nerfs moteurs et les nerfs sensitifs diffèrent les uns des autres, non-seulement par leurs fonctions, ce qui est incontestable, mais encore par leurs propriétés:

ils entendent ainsi que les éléments anatomiques de ces nerfs, les fibres nerveuses, ont quelque chose de spécial dans leur constitution et leurs aptitudes fonctionnelles, et que, conséquemment, les unes ne peuvent servir qu'à la transmission des excitations sensitives, les autres qu'à la transmission des excitations motrices. Certains physiologistes poussent même les choses plus loin encore et admettent d'autres ordres de nerfs : les nerfs excito-moteurs et les nerfs vaso-moteurs. Dans cette voie, pourquoi s'arrêter? pourquoi ne pas faire des nerfs spéciaux pour toutes les sortes d'organes animés par des nerfs, le canal digestif, l'appareil respiratoire, etc. ?

Nous verrons ce qu'il faut croire à cet égard ; je vous rapporterai les faits invoqués par les partisans de cette manière de voir, je vous montrerai les expériences qui semblent en leur faveur ; d'autre part, je vous exposerai les objections qui peuvent leur être présentées, et je mettrai sous vos yeux les faits expérimentaux qui conduisent à une doctrine opposée. J'espère vous convaincre que *tous les éléments anatomiques des nerfs sensitifs, moteurs, vaso-moteurs et autres ont les mêmes propriétés et ne sont distincts que par leurs fonctions.* Cette question est de la plus haute importance pour la physiologie générale. C'est celle qui domine toute la physiologie des fibres nerveuses.



Je vous ai dit que je désire mettre des expériences sous vos yeux. C'est qu'en effet je me propose de faire des expériences devant vous toutes les fois que le sujet l'exigera. Je sais que bien des gens ne comprennent pas la nécessité des expériences et poursuivent de qualifications injustes ceux qui les instituent.

Oui, je dis que ce sont là des appréciations injustes et

qui dérivent d'un défaut de réflexion. Ce qu'il faut proscrire et stigmatiser, ce sont les cruautés inutiles; mais nous pouvons le dire hardiment, elles ne sont pas commises dans le domaine de la physiologie. Ce qu'il faut au contraire, je ne dirai pas tolérer, mais encourager, ce sont les expériences à l'aide desquelles le physiologiste, sous sa responsabilité morale, interroge la nature vivante pour la contraindre à livrer ses secrets. C'est ainsi que se sont faits tous les grands progrès en physiologie. Ce que nous savons de plus précis et de plus utile sur la nutrition, sur la circulation, sur la respiration, sur l'innervation, sur la contractilité musculaire, en un mot sur la plupart des notions qui constituent la physiologie, nous le devons à l'expérimentation.

La question dont je vous ai parlé ne sera pas la seule qui nous occupera dans la première partie de ce cours. Relativement à la physiologie générale des nerfs, nous nous étendrons quelque peu sur l'influence des centres nerveux et celle de la circulation sur la nutrition et sur les propriétés des nerfs, ce qui nous amènera à vous montrer en dernière analyse que l'*excitabilité particulière des nerfs, ou plutôt la neurilité, n'est pas une émanation des centres nerveux,* mais que c'est *leur véritable propriété physiologique, comme la contractilité est la propriété physiologique des muscles.*

Après la physiologie générale des nerfs, nous étudierons celle des centres nerveux. Nous verrons d'abord avec quelques détails la physiologie de la moelle épinière, physiologie déjà étudiée avec une rare sagacité par Galien. Nous verrons que la moelle n'est pas seulement, comme le croyait ce physiologiste, et comme on l'a répété depuis lui pendant un grand nombre de siècles, un gros nerf rassemblant tous

les nerfs du corps pour les conduire à l'encéphale; mais qu'elle est en même temps un véritable centre nerveux doué de fonctions très-remarquables. Nous constaterons qu'elle est en effet préposée à la dispersion des irritations, fonction dévoilée par M. Flourens; et que, de plus, comme l'ont démontré les travaux de R. Whytt, de Prochaska, de Legallois, de M. Flourens, de Marshall Hall, de Müller, elle est le grand centre des actions réflexes. Je vous exposerai aussi les travaux modernes et entre autres, ceux de M. Brown-Séquard sur la direction suivant laquelle se font, dans la moelle, la transmission des excitations sensitives et celle des excitations motrices.

Nous aborderons ensuite l'étude des fonctions de l'encéphale. Ce sont les fonctions les plus élevées du système nerveux et, par suite, de toute l'organisation animale. C'est M. Flourens qui a fait connaître presque tout ce qu'on sait de précis et de certain sur ces fonctions. Avant lui, on peut le dire, la physiologie de l'encéphale ne présentait qu'un chaos bizarre d'opinions contradictoires et inexactes. Les notions que l'on professait n'étaient fondées que sur de simples vues de l'esprit ou sur des expériences mal faites. M. Flourens, en créant une méthode de recherches toute différente de celle des expérimentateurs qui l'avaient précédé, est arrivé à démêler ce chaos. Il a montré que les facultés intellectuelles et instinctives ont pour siége exclusif le cerveau proprement dit (lobes ou hémisphères cérébraux). D'autre part, il a prouvé que les tubercules quadrijumeaux (ou bijumeaux lorsqu'il s'agit des oiseaux) sont les centres sensitifs des organes de la vision, et que ces centres sont bien différents des centres de perception : il a ainsi, comme du reste pour

toutes les autres sensations, établi sur des bases inébranlables la distinction si importante, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue philosophique, qui existe entre la sensation proprement dite et la perception. D'après les travaux de M. Flourens le cervelet possède des fonctions spéciales, fonctions tout à fait ignorées jusqu'à lui, fonctions à l'aide desquelles les animaux équilibrent leurs mouvements, et sans lesquelles la station et la locomotion sont tout à fait impossibles. Enfin, c'est encore M. Flourens qui a remplacé les indications vagues de Legallois par des données précises sur le siége du premier mobile du mécanisme respiratoire, et il a fait voir les rapports de ce point des centres nerveux avec la vie totale, rapports tels qu'une lésion de ce point détermine la mort subite: d'où le nom de *nœud vital* qui lui a été imposé par M. Flourens.

Pour terminer l'étude générale des propriétés et des fonctions du système nerveux, il me restera à faire l'histoire du *grand sympathique*, nommé encore *système ganglionnaire:* deux noms impropres, puisque l'un porterait à penser que c'est le système exclusif des sympathies, ce qui serait une erreur physiologique, et que l'autre laisserait croire que les ganglions appartiennent d'une façon exclusive à ce système, ce qui serait une erreur anatomique. Mais la réforme de ces noms serait hors de propos, puisque tout le monde les entend de la même manière. Nous nous demanderons ce que c'est que ce système, si l'on doit le regarder comme une simple dépendance du système nerveux cérébro-spinal, comme le pensaient les anciens, comme le pensaient encore récemment bien des anatomistes et des physiologistes de notre temps; ou bien si l'on

doit lui accorder une existence distincte, indépendante jusqu'à un certain point, comme le pensaient Winslow et Bichat. Nous verrons que l'exactitude de cette dernière manière de voir est démontrée par les expériences récentes de M. Cl. Bernard.

L'étude des fonctions du grand sympathique m'amènera à vous parler de l'influence du système nerveux sur la nutrition, sur les sécrétions, sur la calorification et sur les mouvements rhythmiques. Je terminerai cette première partie du cours en vous parlant du développement du système nerveux, et de l'influence de ce système sur le développement des autres parties du corps.

Dans la seconde partie du cours, j'aborderai la physiologie comparée du système nerveux. Connaissant à ce moment l'organisation, les propriétés et les fonctions du système nerveux en général, nous pourrons chercher les variations que subit ce système au point de vue anatomique et physiologique dans la série animale. Malheureusement dans les embranchements inférieurs, Zoophytes et Mollusques, ce système nerveux n'a été soumis qu'à un petit nombre d'expériences, et nous serons obligés en grande partie de nous en tenir à des inductions fondées sur l'anatomie descriptive et histologique.

Le système nerveux des Articulés a été l'objet de nombreuses investigations anatomiques. Tout le monde connaît les travaux de Swammerdam, de Lyonnet, de Newport, de MM. Milne Edwards, de Quatrefages, Blanchard, Leydig, Clarke, Faivre et tant d'autres, sur ce sujet. De plus, le système nerveux de ces animaux a été soumis à l'expérimentation par plusieurs physiologistes et dans ces

dernières années par M. Yersin, et surtout par M. Faivre. Enfin on sait combien d'observateurs sagaces, depuis Réaumur, se sont livrés à l'étude des instincts de ces animaux.

Nous passerons en revue ces divers travaux, puis nous aborderons l'étude physiologique du système nerveux des Vertébrés. Les expériences diverses que je ferai devant vous, vous montreront, dans chacune des classes des Vertébrés, les phénomènes principaux dont je vous aurai entretenu dans la partie du cours consacrée à la physiologie générale; et, au nombre de ces expériences, les plus intéressantes sans contredit sont celles qui sont dues à M. Flourens et qui montrent le caractère de généralité des résultats de ses recherches sur l'encéphale.

Arrivés là, nous aurons à jeter un coup d'œil rétrospectif sur la route que nous aurons parcourue et à établir un résumé des études que nous aurons faites. C'est dans ce résumé que nous pourrons établir avec fruit un parallèle entre les principaux groupes des animaux sous le rapport de la structure, des propriétés et des fonctions du système nerveux.

Nous aurons certes trouvé de grandes différences entre le système nerveux des Zoophytes, celui des Mollusques, celui des Articulés et celui des Vertébrés. Et cependant nous verrons que si la forme et la disposition du système nerveux varient, il y a une analogie bien remarquable sous le rapport de la structure intime, des propriétés et même des fonctions. Mais il n'y a qu'une analogie, et c'est sans doute parce que les éléments analogues présentent certaines modifications qui, pour paraître parfois peu prononcées, n'en sont pas moins probablement considérables au fond,

c'est, dis-je, sans doute pour cela que les fonctions du système nerveux varient soit d'un embranchement à un autre, soit chez le même animal, lorsque l'on compare telle partie de son système nerveux à telle autre. Ajoutez à cela que la variation du nombre des éléments, de leurs relations réciproques, et d'autres influences encore plus ou moins appréciables peuvent modifier profondément les phénomènes résultant de leur conflit, et, par suite, leurs fonctions.

Enfin, en terminant ce cours, j'aborderai le problème des forces du système nerveux, et je prendrai là encore pour guides les divers ouvrages que M. Flourens a publiés dans ces dernières années, ouvrages par lesquels il a jeté tant de lumière sur cette question. De même que pour tous les autres points de nos études, nous traiterons ce sujet autant que possible l'expérience à la main, et nous n'introduirons dans nos discussions scientifiques aucun argument qui ne soit fourni par la science même, car je suis persuadé que c'est ainsi seulement, c'est-à-dire en se dégageant de toute préoccupation étrangère, que l'on peut s'avancer sûrement à la découverte de la vérité.

Telle est la marche que je me propose de suivre dans ce cours. Vous le voyez : le champ que nous devons parcourir est assez vaste ; et cependant, combien ne serai-je pas loin d'avoir été complet ? Je ne vous aurai rien dit, ou presque rien, de la physiologie particulière des nerfs ; tout au plus serai-je conduit à vous parler de quelques-uns d'entre eux, du nerf pneumogastrique par exemple. Je laisserai tout à fait de côté les organes des sens, dont l'étude se lie pourtant d'une façon intime à celle du système nerveux. Et, même sur les divers points

dont je vous ai promis l'histoire, je serai contraint d'être incomplet.

C'est que la physiologie du système nerveux est aujourd'hui la partie la plus étendue de toute la physiologie ; et chaque jour, pour ainsi dire, elle fait de nouveaux pas.

Pour voir la marche rapide que prennent certaines parties d'une science, à un moment déterminé, nous n'avons qu'à jeter un rapide coup d'œil sur l'état de la physiologie du système nerveux avant ce siècle. Sauf quelques notions vagues, on peut dire que jusqu'à Galien, ou du moins jusqu'à ses prédécesseurs presque immédiats, on était sur ce sujet dans une profonde ignorance : on ne distinguait même pas les nerfs des tendons ; et, quant aux centres nerveux, si l'on veut savoir où en étaient les connaissances à cet égard, il n'y a qu'à citer l'opinion d'Aristote sur ce sujet. Il considérait le cerveau comme un viscère inerte n'ayant d'autre usage que de servir à réfrigérer le cœur ; et il plaçait le siége de l'âme raisonnable dans le cœur qu'il regardait comme le point de départ des nerfs. Et cette opinion doit nous surprendre d'autant plus, qu'avant Aristote, Hippocrate avait écrit que l'intelligence et les passions avaient le cerveau pour siége. Avec Galien, les choses changent; il fait déjà de belles expériences sur les centres nerveux, sur la moelle épinière ; il en fait aussi sur les nerfs : il sait que la section des nerfs récurrents produit l'aphonie. On pourrait croire que l'impulsion est donnée, que les successeurs de Galien vont se précipiter dans la voie qu'il leur a ouverte ; et cependant, nous ne trouvons rien de plus pendant plusieurs siècles.

Il faut arriver jusqu'au milieu du siècle dernier pour trouver un progrès important, dans cette partie de la phy-

siologie. C'est celui qu'a réalisé Haller en montrant que la sensibilité appartient exclusivement aux nerfs. Mais, on peut le dire, c'est seulement dans le XIXe siècle, que s'est réellement constituée la physiologie du système nerveux. Le XVIIe siècle a eu ses grandes découvertes : celle de la circulation du sang par Harvey, celle de la circulation de la lymphe par Pecquet. Le dix-huitième a vu Haller découvrir l'irritabilité musculaire ; et Lavoisier, la véritable théorie de la respiration. Le dix-neuvième enfin n'a rien à envier à ceux qui l'ont précédé. La physiologie des nerfs, de la moelle épinière, du système grand sympathique, celle de l'encéphale, telles sont, entre autres, les conquêtes physiologiques qu'il peut revendiquer.

Ne soyons donc pas trop louangeurs des siècles passés, notre temps a été l'un des plus heureusement féconds. Non-seulement notre siècle a vu naître les plus belles applications pratiques de la science, dont quelques-unes ont profondément modifié la vie sociale ; mais il a vu aussi se produire, dans le domaine des sciences pures, des progrès inespérés qui élargissent de plus en plus le cercle des jouissances les plus fortes et les plus pures, celles de la pensée.



DEUXIÈME LEÇON.

9 juin 1864.

LE SYSTÈME NERVEUX CONSIDÉRÉ COMME APPAREIL DE PERFECTIONNEMENT.

Zoophytes. — Protozoaires. — Rhizopodes. — Polypes. — Mouvements provoqués ou spontanés chez certains végétaux. — Il n'y a pas de ligne de démarcation tranchée entre le Règne animal et le Règne végétal.

Dans ma première leçon, j'ai cherché à vous donner une idée générale de l'organisation du système nerveux et des fonctions qui lui sont dévolues. Nous allons aujourd'hui nous occuper d'un problème dont je vous ai fait déjà pressentir la solution. *Les phénomènes des fonctions dites animales, ou fonctions de relation, ne peuvent-ils se manifester qu'autant que le système nerveux existe?*

Oui, ils peuvent se manifester, ou du moins certains d'entre eux, le mouvement et la sensibilité surtout.

Pour arriver à démontrer que ces phénomènes peuvent se montrer en l'absence du système nerveux, je veux emprunter mes preuves au Règne animal et au Règne végétal.

Je vous ferai voir des animaux complétement privés de système nerveux, et chez qui, cependant, existent les phénomènes caractéristiques de la vie animale : parmi les végétaux, d'autre part, nous trouverons des exemples d'organismes présentant des manifestations fonctionnelles analogues à celles qu'offrent les animaux, sans qu'il y ait trace de système nerveux.

A. — Prenons, au bas de l'échelle animale, les *Protozoaires*, les animaux les plus inférieurs comme organisation, et que plusieurs auteurs séparent de l'embranchement des Zoophytes pour les ranger dans un groupe à part.

Les Protozoaires ont été divisés en deux sections : 1° les *Stomatodes*, qui sont pourvus d'une bouche ; 2° les *Astomatodes*, qui en sont dépourvus. La première section, celle des Stomatodes, est constituée par un groupe très-nombreux, celui des Infusoires. Mais nous les laisserons de côté, parce que leur organisation est relativement assez élevée, et parce que peut-être on pourrait trouver chez quelques-uns d'entre eux des traces de système nerveux. Dans le deuxième groupe, nous trouvons les *Rhizopodes*, les *Spongiaires* et les *Grégarines*.

Le temps que je puis consacrer à cette étude ne me permet pas de vous parler longuement de chacun de ces ordres. Aussi ne m'occuperai-je pas des Grégarines, animalcules d'une organisation extrêmement simple, et qui vivent en parasites dans le corps d'Arachnides, d'Insectes et de certains Annélides, des Lombrics terrestres, par exemple. D'ailleurs, ce que j'aurai à dire des Rhizopodes, relativement à la question qui nous occupe, s'applique en partie aux Grégarines.

Chez les Spongiaires, les phénomènes de la vie animale

sont très-latents. Pendant longtemps on a même mis en discussion leur nature, et l'on hésitait à les ranger soit parmi les animaux, soit parmi les végétaux. Mais les travaux de Grant, de M. Milne Edwards, de M. Bowerbank, de M. Dujardin, de M. Rymer Jones, de M. Lieberkühn, de M. Greene, entre autres, paraissent avoir dissipé toutes les incertitudes ; et aujourd'hui, on est d'accord pour classer les Éponges dans le Règne animal. On a vu que les spicules qui forment la partie solide, le squelette des Éponges, sont plongés au milieu d'une substance molle, paraissant homogène au premier abord ; mais un examen plus approfondi y a fait reconnaître une remarquable disposition. Cette substance est constituée par d'innombrables corps amœbiformes agglutinés les uns aux autres par une matière amorphe, comme glaireuse, et ainsi que l'a bien montré Dujardin, ces corps offrent des mouvements sarcodiques, analogues à ceux des Rhizopodes. Chez certains Spongiaires, ces corps, comme dans le genre *Grantia*, sont munis des cils vibratiles ; mais l'existence de ces cils vibratiles est encore douteuse chez la plupart de ces animaux. Cependant on a été conduit à admettre leur existence, à cause des courants si remarquables qui entraînent continuellement l'eau au travers des canaux des Éponges ; mais l'existence de ces cils fût-elle bien constatée, on n'en pourrait tirer aucune induction relative à l'existence de fonctions de relation, car le mouvement vibratile est un mouvement continu, n'offrant aucun des caractères de spontanéité, de variabilité, de contingence, propres à la motilité animale. Mais on ne peut se refuser à voir quelque chose qui se rapproche des fonctions animales dans ces mouvements spontanés en apparence qui se manifestent, chez les Éponges, dans les

corps amœbiformes dont il vient d'être question. Il y a là des mouvements et des phénomènes analogues à ceux que l'on observe chez les Rhizopodes, dont je vais vous entretenir. On sait maintenant aussi très-bien que les Éponges offrent d'autres manifestations de mouvements spontanés. Les observations de MM. Audouin, Edwards et d'autres naturalistes ont fait voir que certaines Éponges, soit spontanément, soit sous l'influence d'excitations, peuvent rétrécir le diamètre de leurs oscules ou même les obturer complétement. Je me borne à parler de ces animaux envisagés en eux-mêmes ; il est hors de doute que chez eux les divers mouvements spontanés ou provoqués ne dépendent pas de l'existence d'un système nerveux ; car on n'a pu reconnaître chez aucun de ces animaux le moindre indice d'éléments anatomiques nerveux. Les corps reproducteurs qui, chez les Spongiaires, servent à la perpétuation des espèces, sont doués aussi de mouvements plus ou moins nets, et je pourrais les citer aussi à l'appui de ma thèse.

Les Rhizopodes forment des groupes assez nombreux avec des degrés divers de simplicité. Les plus inférieurs sont constitués par des masses limitées de matière gélatiniforme, protoplasmique, sans enveloppe, sans organes apparents, renfermant seulement quelques granulations. Dujardin les a décrits, en 1835, et a donné à la substance qui constitue ces petites masses le nom de *sarcode*. Or, il se passe chez les Rhizopodes des phénomènes très-manifestes d'excitabilité et de mouvement : grâce aux granulations, on aperçoit dans la matière qui les constitue un mouvement intérieur, plus ou moins lent, mais continu, et cela tant que l'animal est vivant. Mais le mouvement le plus remarquable est le suivant. On voit naître de la surface

de ces masses des expansions sarcodiques qui affectent des formes très-diverses, et peuvent même se réunir les unes aux autres pour se séparer ensuite : au bout d'un certain temps, on en voit qui se raccourcissent peu à peu et disparaissent en rentrant dans la masse du corps, tandis que d'autres commencent à faire saillie sur un autre point de la surface et vont bientôt s'allonger à leur tour. On constate des phénomènes de ce genre chez les noctiluques (*Noctiluca miliaris*), par exemple, animalcules qui sont la cause la plus ordinaire de la phosphorescence de la mer ; mais ces phénomènes sont bien plus marqués chez d'autres Rhizopodes.

Aussi chez la *Gromia oviformis*, chez laquelle la partie périphérique du corps est plus épaisse que la partie centrale, on voit ces expansions, formées d'une substance molle et glutineuse, sortir de la surface du corps, en nombre et en dimensions variables, se ramifier, puis adhérer en certains points les unes aux autres, et former ainsi un véritable réseau. Ce réseau qui change d'aspect lentement, mais sans cesse, a été comparé par M. Carpenter à une toile d'araignée, toile qui serait animée. Parfois aux points de contact de ces expansions sarcodiques, il se crée, pour ainsi dire, des centres d'attraction de la matière sarcodique ; cette matière s'y amasse et forme ainsi çà et là des sortes de petits nœuds qui peuvent jouer un rôle important, comme je le dirai tout à l'heure. Certains Rhizopodes sont nus, mais un très-grand nombre d'entre eux forment une coquille qui leur sert d'enveloppe. Cette coquille est tantôt constituée par l'agglutination de fines particules de sable, et tantôt elle est véritablement calcaire, percée de trous servant à laisser passer les expansions sarcodiques.

Ces expansions, qui ont reçu le nom de *pseudopodes*, sont pour l'animal des organes de locomotion. Elles adhèrent aux corps voisins, grâce à leur viscosité, puis elles tendent à se raccourcir, et si le corps sur lequel elles se sont fixées est plus lourd que l'animal, celui-ci est attiré et se déplace ainsi. Ce sont aussi ces expansions qui servent à la préhension des aliments. Le mécanisme de leur nutrition est des plus singuliers. Les corpuscules nutritifs adhèrent à ces filaments; une contraction lente et progressive des filaments rapproche ces corpuscules de la surface de l'animal : celle-ci se déprime et laisse pénétrer ainsi peu à peu l'aliment dans la substance du corps. La matière protoplasmique qui s'est écartée pour livrer passage au corpuscule alimentaire se rapproche ensuite et se confond de nouveau en le recouvrant complétement. Cette espèce de loge où se trouve l'aliment devient une sorte d'estomac. La digestion s'y effectue; puis le résidu de la digestion est rejeté par un mécanisme semblable à celui de l'introduction, mais inverse. Enfin ces expansions servent aussi à la reproduction de l'animal: elle se produit alors par le procédé dit de gemmation. Aux points de rencontre des expansions, la matière sarcodique forme, comme nous l'avons dit, de petits amas, lesquels peuvent se détacher, et constituer bientôt de nouveaux animaux semblables à celui dont ils proviennent.

Ces animaux, d'une organisation si simple, sont très-importants à étudier pour l'histoire du globe terrestre, car c'est parmi eux que prennent place les *Foraminifères*. Ce sont de vrais Rhizopodes, pourvus d'une carapace solide, calcaire, laquelle tantôt est percée de trous sur toute sa surface, et tantôt n'en présente qu'en un seul point. Leur mode

de reproduction est très-simple : il a lieu tantôt par segmentation, tantôt par gemmation, donnant aux animaux des formes très-variées, et souvent d'une grande élégance. Les uns sont simples, uniloculaires ou monothalames ; la plupart sont composés, multiloculaires ou polythalames. Parmi ces derniers les uns présentent un aspect moniliforme, dû à ce que les gemmes reproducteurs se sont placés les uns à la suite des autres pour former des séries linéaires. Chez d'autres, les bourgeons se disposent sous forme hélicoïde et les Foraminifères ont alors une apparence analogue à celle de la coquille de l'Escargot, ou mieux à celle de la coquille des Nautiles. Cette analogie est tellement frappante, qu'à une époque où l'organisation de ces êtres inférieurs n'était point complétement connue, la forme de leur carapace les avait fait rapprocher par A. d'Orbigny des Mollusques supérieurs, des Céphalopodes (1). C'est surtout à Dujardin que l'on doit les notions exactes que nous avons aujourd'hui sur ces Protozoaires.

Ces animaux, dont un bien grand nombre sont microscopiques, ont joué un rôle immense dans la formation de la croûte terrestre. Les couches de craie et celles de calcaire grossier sont composées en grande partie de leurs dépouilles. C'est donc avec ces débris que sont construites la plupart des maisons de Paris et de bien d'autres villes ; et la plus grande des pyramides d'Égypte a été élevée avec des pierres formées presque exclusivement de coquilles de *Nummulites*. D'après d'Orbigny, une once de sable des Antilles contiendrait trois millions huit cent mille coquilles de Foraminifères. Dans les sondages de l'Atlantique, on a trouvé que, à des profondeurs de 14 000 pieds, les Fora-

(1) Voyez la première édition du *Règne animal* de Cuvier.

minifères forment le lit de l'Océan entre l'Europe et l'Amérique du Nord, et ils continuent leur travail.

Mais, relativement au sujet qui nous occupe, les Rhizopodes doivent attirer notre attention par les manifestations de motilité et d'excitabilité sensitive qu'ils présentent. Assurément ces manifestations sont encore des plus obscures; mais elles sont toutefois très-remarquables, car elles ne sont pas absolument vagues, confuses, indécises, et elles offrent presque des indices d'adaptation à des buts fonctionnels. Et cependant il est impossible de distinguer ici l'existence d'organes spéciaux quelconques. L'animal paraît réellement homogène, au moins dans un grand nombre des espèces de Rhizopodes dont il a été question jusqu'ici.

Nous venons de voir les organisations les plus simples, voyons les Rhizopodes plus complexes. L'*Actinophrys sol* se présente sous la forme d'un corpuscule arrondi, d'où émanent, dans tous les sens, des expansions sarcodiques. Sous le champ du microscope, on ne voit que celles qui se trouvent au foyer, ce qui donne à l'animal l'apparence d'un soleil. Cet animal n'est pas entièrement homogène dans toute sa masse ; la partie centrale, est moins fluide que la partie périphérique. L'organisation y montre aussi sa supériorité par l'existence d'un appareil circulatoire rudimentaire. On y trouve, en effet, une petite vésicule, la *vésicule contractile*, qui se contracte et se vide tour à tour. De cette vésicule partent des petits canaux qui, à chaque contraction, se remplissent du fluide qu'elle contenait, et qui se vident lorsque le liquide revient remplir la vésicule. Il y a enfin un noyau qui joue un grand rôle dans les fonctions de reproduction. Mais malgré cette complication plus grande de l'organisation et des mani-

festations d'activité spontanée, on ne trouve pas d'indice du système nerveux. Le Protée (*Amibe diffluente*) émet des expansions d'un volume plus considérable et digitiformes. Ces expansions se montrent, disparaissent, changent d'apparence sans cesse, et assez rapidement pour qu'on puisse observer facilement le phénomène pendant qu'ils parcourent le champ du microscope. Il présente les mêmes complications d'organisation que les animaux du genre précédent, mais il se meut et se déplace avec bien plus de rapidité. De plus, et c'est là un degré très-marqué de supériorité, les expansions se montrent constamment et exclusivement à la face inférieure du corps, ce qui donne à l'animal une attitude normale. L'étude du mouvement des Protées cause une illusion dont on ne peut tout d'abord se défendre. On croirait que l'animal roule à la façon d'une boule ; mais en prenant des points de repère, tels que la vésicule contractile ou le noyau, on voit que ces points restent toujours fixes, et que l'illusion était produite, sur le champ du microscope, par le changement incessant des expansions et le déplacement continuel de la matière intérieure qui passe sans cesse d'un point à l'autre du corps. Or, chez les Protées, il n'y a pas non plus d'éléments nerveux reconnaissables.

Ainsi, en résumé, chez les Protozoaires, la revue rapide que nous venons de faire, nous montre, à un degré plus ou moins manifeste, certains phénomènes de la vie animale ; et pourtant il n'y a pas le moindre indice d'éléments du système nerveux. On ne peut pas ici objecter l'insuffisance de nos moyens d'investigation, nos instruments sont assez puissants ; le corps de ces animaux est transparent, et l'on n'y voit certainement ni fibres ni cellules nerveuses.

Mais les Protozoaires sont les animaux les plus simples ; ils forment en quelque sorte la transition entre le Règne végétal et le Règne animal. Ces masses homogènes, dépourvues de tout organe, de tout élément anatomique figuré, ne paraissent pas posséder d'instinct, et les fonctions de la vie animale y sont encore bien rudimentaires. Si nous montons dans l'embranchement des Zoophytes jusqu'aux Polypes d'eau douce, nous allons constater des indices d'instinct et nous trouverons une organisation bien différente. Chez ces animaux, en effet, le corps est formé de cellules ; ils ont une cavité digestive qui présente une ouverture par laquelle entrent les aliments, et c'est aussi par cette ouverture que sont rejetés les résidus de la digestion. Autour de cette ouverture, on voit plusieurs longs filaments ou tentacules que l'animal allonge ou retire à volonté. La préhension, chez ces Polypes, est facilitée par une particularité de structure de la peau. En effet, l'enveloppe tégumentaire, principalement celle des tentacules, est garnie de petits organes hastifères dont l'animal peut faire usage, et qui, suivant certains auteurs, introduiraient dans les tissus où ils pénètrent une substance d'une puissance toxique assez considérable. C'est avec ces organes que le Polype atteint et saisit l'animal dont il doit se nourrir. Ce qui montre bien que les tentacules agissent autrement que comme simples organes de préhension, c'est que les animaux, Daphnies, Larves aquatiques diverses, qui sont touchés par ces tentacules, lorsqu'ils ne sont pas saisis et amenés vers l'ouverture buccale, sont presque immédiatement frappés d'une sorte de paralysie qui enchaîne leur mouvement et les fait tomber rapidement au fond de l'eau. La plupart même meurent bientôt après avoir tenté à plu-

sieurs reprises de se remettre en mouvement. Les actes divers de motilité que le Polype exécute, lorsqu'il a saisi sa proie, pour l'amener vers l'orifice buccal, puis pour la déglutir, paraissent dirigés par un instinct bien réel. Il y a donc chez un animal pareil, de la sensibilité, du mouvement spontané et un instinct plus ou moins rudimentaire. Or, l'étude de ces animaux, grâce à leur transparence, est très-facile; le microscope dévoile tous les détails de leur organisation, et cependant on ne saurait y constater la présence d'un élément nerveux quelconque, fibre ou cellule. Pour bien démontrer qu'il n'y a pas, chez les Polypes, un système de nerfs offrant avec les parties contractiles des rapports analogues à ceux qui existent chez les Vertébrés, on pourrait peut-être invoquer un autre argument, si l'on pouvait tirer quelque déduction valable de l'action des poisons sur ces êtres inférieurs. Chacun sait, depuis les travaux de M. Cl. Bernard, que le curare enlève aux nerfs moteurs toute action sur les muscles. Le Polype, mis dans une quantité de curare suffisante pour empoisonner une Grenouille, mais insuffisante pour agir chimiquement sur ses tissus, n'est pas empoisonné, et continue à vivre et à se mouvoir tant que l'eau ne croupit pas. Mais, je le répète, c'est là une donnée sans grande valeur ; et on peut d'autant moins en tenir compte que, même chez les animaux supérieurs, comme nous le verrons, le curare n'agit pas d'une façon identique sur les nerfs moteurs de différentes sortes.

Je m'arrête dans cette revue des degrés inférieurs du Règne animal : je crois avoir bien démontré, par ce premier ordre de faits, qu'il n'y a point de système nerveux chez ces animaux, et que cependant on voit se produire chez eux des manifestations plus ou moins prononcées de la vie

de relation. On pourrait en dire autant des Actinies et d'un grand nombre d'autres Zoophytes, mais c'est au Règne végétal que nous allons maintenant demander des arguments.

B. — Nous allons, en effet, trouver dans ce Règne deux ordres de mouvements : des mouvements provoqués par une excitation, comme chez un animal, et des mouvements spontanés. Les exemples abondent ; nous n'en citerons que quelques-uns. On sait que si l'on irrite une feuille de la Laitue sauvage, lorsque la plante est en fleur, il se produit une exsudation de suc laiteux. De même, si l'on presse les poils tubuleux de l'Ortie, il y a contraction des organes vénéneux qui sont à leur base et issue du produit toxique. On connaît très-bien aussi le mouvement des filets de l'Épine-vinette, lorsqu'on excite leur base. Le filet s'incline vers le style, et l'anthère chargée de pollen touche le stigmate. Nous ne ferons également que rappeler les phénomènes que présentent les feuilles de la plante nommée *Dionæa muscipula*, et qui lui ont fait donner son nom ; et nous en viendrons immédiatement à des exemples plus connus encore.

Chez quelques Oxalidées, mais surtout chez des Mimosées, et en particulier la Sensitive (*Mimosa pudica*), si l'on touche les feuilles, on voit les folioles, horizontales avant l'excitation, se replier dans toute la longueur de la feuille, de façon que les folioles situées d'un côte du pétiole commun viennent s'appliquer par leur face supérieure sur la face supérieure des folioles placées de l'autre côté ; c'est comme une feuille simple qui se fermerait par l'accolement des deux moitiés latérales de la feuille. Vous voyez le phénomène se produire ici sous vos yeux. Puis, la feuille entière se fléchit en s'inclinant vers la terre. Comme méca-

nisme, ces mouvements ont une grande analogie avec ceux que l'on peut provoquer chez cette Grenouille dont on a enlevé tout l'encéphale, et qui n'a plus de volonté : j'excite légèrement un des membres, et ce membre exécute aussitôt un mouvement. Mais ces mouvements ne se bornent pas à la feuille ou à la foliole irritée, ils peuvent se montrer d'une façon bien plus remarquable dans une serre chaude et bien éclairée ; le mouvement, si l'excitation est intense, se propage de la foliole touchée, en passant par le pétiole, à toute la plante. Si l'on agit sur la partie centrale de la plante, au lieu d'agir sur la périphérie, si l'on fait tomber sur les racines quelques gouttes d'acide sulfurique, par exemple, on voit le phénomène se produire en sens inverse, c'est-à-dire du centre vers la périphérie, du pétiole vers les folioles, et toutes les feuilles de la plante peuvent successivement, de bas en haut, s'infléchir vers la terre.

Analysons ce phénomène, et nous y voyons une irritation portée sur la plante, une transmission de l'excitation reçue, et enfin une réaction qui se manifeste par le mouvement produit. On n'observe pas autre chose chez certains animaux, et les actions réflexes les plus simples chez une Grenouille décapitée sont des phénomènes peu différents de ceux que présente la Sensitive. Mais comment tenter d'expliquer ce phénomène ? Dutrochet, le physiologue célèbre qui nous a fait connaître l'endosmose, avait fait de nombreuses expériences pour arriver à découvrir la cause des mouvements dans les végétaux excitables. L'opinion définitive qu'il a émise sur ce sujet n'élucide guère la question. Les mouvements des feuilles seraient dus, suivant Dutrochet, à un mécanisme très-différent, suivant qu'il s'agit de l'abaissement des feuilles

ou de leur redressement. « J'ai fait voir, dit-il, que l'abaissement du pétiole reconnaît pour agent un tissu fibreux qui se courbe lorsqu'il a acquis de l'oxygénation, et que l'élévation de ce même pétiole a pour agent un tissu cellulaire qui se courbe par implétion de liquide avec excès ou par endosmose. » D'après lui, « par le fait de l'excitation, ce tissu incurvable reçoit instantanément un surcroît d'oxygénation qui détermine son incurvation ; puis il y a désoxydation, redressement du pétiole et déploiement des folioles. Ce dernier mouvement est simplement le résultat de l'afflux de la séve lymphatique dans le tissu cellulaire incurvable par endosmose, tissu qui est l'agent de ce mouvement. » Je vous avouerai que je trouve cette explication très-insuffisante; j'irai même plus loin, je ne la comprends pas. Sans approfondir la question, je crois qu'il faut voir dans ces phénomènes quelque chose d'analogue à ce qui se passe dans les muscles des animaux supérieurs. On trouve, en effet, aux points d'attache des folioles et dans les renflements qui se trouvent à la base des pétioles, des cellules contenant une gelée finement granuleuse : cette gelée a de l'analogie avec la substance contractile des fibres musculaires des animaux supérieurs. Ces cellules se raccourcissent, se contractent sous l'influence des excitations, ainsi que je m'en suis assuré en observant à l'aide du microscope ce qui s'y passe au moment où a lieu le mouvement produit par une excitation. On connaît d'ailleurs des faits du même genre. Ainsi M. F. Cohn, de Breslau, a trouvé dans les filets des anthères des Cynarées, des cellules allongées, présentant des stries longitudinales lorsqu'elles sont en repos : ces cellules peuvent se contracter sous l'influence de certains excitants, de l'électricité entre autres, et offrent alors des stries



transversales très-prononcées, ce qui leur donne une certaine analogie d'aspect avec les fibres musculaires striées.

Si Dutrochet me paraît n'avoir pas bien compris le véritable mécanisme du phénomène, il est juste de reconnaître qu'il a, au contraire, déterminé de la façon la plus nette la voie par laquelle se fait, dans la Sensitive, la transmission des excitations. La destruction isolée, soit de la moelle, soit de l'écorce, n'empêche pas le phénomène de se produire; d'autre part, ni la moelle seule, ni l'écorce seule, ne peuvent servir à cette transmission. C'est donc par le tissu fibro-vasculaire qu'elle s'opère.

On a tenté par les poisons de démontrer l'existence d'un système nerveux chez les végétaux. Macaire Princeps arrosait une Sensitive ou un pied d'Épine-vinette avec une solution d'opium, ou avec de l'acide prussique, ou encore avec une solution de sublimé corrosif ou d'arsenic, et l'expérimentateur a dû ressentir une grande joie en voyant que la plante perdait son excitabilité, car il a pu croire que ce résultat démontrait nettement la présence d'un appareil nerveux dans ces végétaux. Mais il est bien certain que cette expérience ne prouve en rien que la Sensitive soit aussi merveilleusement douée. Il n'y a d'abord à tirer aucun argument de l'action des solutions de sublimé corrosif ou d'arsenic, j'ai à peine besoin de le dire; et quant aux solutions d'extraits végétaux, l'effet obtenu s'explique par le procédé opératoire employé. On faisait, en effet, une plaie aux racines pour favoriser l'absorption du poison, et ce fait seul suffit déjà pour faire perdre à la plante presque toute apparence d'excitabilité. Les expériences de Goeppert et celles de Dutrochet ont démontré que, lorsque l'expérience est faite d'une autre façon, lorsque, par exemple,

on se borne à arroser la plante avec des solutions aqueuses de substances toxiques végétales, non-seulement elle n'en souffre pas, mais encore elle paraît prospérer davantage. D'autre part, Dutrochet a pu abolir l'excitabilité en arrosant une plante, dont il avait blessé les racines, avec une solution de sucre, qui est, comme vous le savez, complétement sans action sur le système nerveux. M. Leclerc, de Tours, et plusieurs observateurs, entre autres M. W. Coldstream, ont fait voir que, soumise aux vapeurs du chloroforme ou de l'éther, la Sensitive perd son excitabilité, et qu'elle conserve l'attitude qu'elle avait au début de l'expérience. Vous pouvez constater, par l'expérience qui est sous vos yeux, l'exactitude des assertions de ces expérimentateurs. Mais le chloroforme et l'éther agissent chimiquement sur la plante, et il n'est pas besoin d'invoquer là l'existence d'éléments nerveux de disposition quelconque, sur lesquels se porterait l'action de ces substances. Enfin, je vous rappellerai que M. Cl. Bernard a prouvé que le curare ne détruit en rien l'excitabilité de la Sensitive.







Si des mouvements provoqués nous passons aux mouvements spontanés, nous en trouverons un exemple bien remarquable chez le *Desmodium gyrans*, Sainfoin oscillant du Bengale. Comme vous le voyez, chaque feuille se compose de trois folioles. Une grande, médiane, et, de chaque côté, deux petites. La foliole médiane est à peu près immobile en dehors des heures de sommeil ; dans les conditions fâcheuses seulement, à l'ombre, par exemple, elle s'incline légèrement vers sa base. Il n'en est pas de même des latérales : vous voyez que l'une s'abaisse, tandis que l'autre se relève. Ce mouvement s'exécute en trente secondes en-

viron ; il est accompagné d'un petit mouvement de rotation de chaque foliole sur sa base. Il se produit jour et nuit sans interruption, et n'a rien d'analogue avec le sommeil des plantes dont je dois vous dire un mot.

Les plantes sont soumises, comme vous le savez, à une sorte de sommeil. Ce phénomène nous fait retrouver jusque dans les plantes la loi d'intermittence d'activité, énoncée par Bichat, loi qui enchaîne des intervalles de repos aux périodes d'activité. On peut constater ce sommeil chez l'Acacia, le Haricot, etc. On voit le soir, après le coucher du soleil, les feuilles de ces plantes plus ou moins inclinées vers la terre. Tout le monde connaît le sommeil si remarquable des fleurs. Ce sont là aussi, dans le Règne végétal, des phénomènes de mouvement bien dignes d'attention.

Enfin, les corps qui concourent à la reproduction d'un grand nombre de végétaux inférieurs sont munis de cils vibratiles, et sont doués d'un mouvement comparable à celui de certains infusoires. Les anthéridies, que l'on trouve dans un grand nombre de Cryptogames, ont été découvertes par Hedwig, qui les a comparées aux anthères des Phanérogames. Ces organes contiennent dans leur intérieur un grand nombre de cellules, et chacune de ces cellules renferme dans un bon nombre d'espèces un petit corps allongé en forme de ver, recourbé d'abord en cercle ou en spirale, et qui bientôt se déroule. Chaque corpuscule est doué de mouvements très-marqués de locomotion à une certaine période de son existence, et l'on a pu découvrir que ce mouvement est dû à des cils vibratiles. Ces corps ont reçu le nom d'*Anthérozoïdes*. Je pourrais encore vous citer les mouvements de locomotion des spores des Algues, mouvements dont elles sont douées aussitôt après leur sortie du sporange.

La spore se meut pendant un temps variable suivant les espèces au moyen de cils vibratiles ; puis son mouvement s'arrête, les cils disparaissent et alors commence la germination. Ces mouvements de locomotion se rapprochent tellement de ceux des animaux inférieurs par leur mécanisme, qu'on a donné à ces corps reproducteurs le nom de *Zoospores*.

Tels sont les faits que je voulais vous exposer brièvement, pour vous montrer que des fonctions qui, chez les animaux supérieurs, exigent, pour s'accomplir, la participation du système nerveux, c'est-à-dire l'excitabilité et le mouvement, peuvent exister en l'absence de tout indice d'éléments nerveux.

Ainsi, le système nerveux n'est qu'un appareil de perfectionnement. Au bas de l'échelle animale, les fonctions sont diffuses, pour ainsi dire ; elles se localisent au fur et à mesure qu'on s'élève, et sont alors dévolues d'une façon exclusive à certains organes bien déterminés.

Cette étude avait d'ailleurs un autre but, c'était de nous convaincre qu'il n'existe pas de différence radicale entre les végétaux et les animaux. Les naturalistes ont été parfois très-embarrassés pour classer certains êtres. Les Bacillariées et les Diatomacées, qui sont douées de mouvements, et qui autrefois étaient considérées comme des animaux, sont maintenant rangées parmi les végétaux. Aujourd'hui encore, on hésite pour la place à donner au *Volvox globator*, qui jouit d'un mouvement spontané, tout à fait semblable à celui d'un bon nombre d'infusoires. La plupart des naturalistes le classent à présent parmi les végétaux.

Et les Vibrions ! Beaucoup d'auteurs les considèrent comme des animaux ; on a même été jusqu'à déclarer,

en se fondant sur certaines observations relatives à ces êtres, que des animaux peuvent, par une bien remarquable exception, exister dans un milieu chargé d'acide carbonique et dépourvu d'oxygène : et l'on ne s'est pas posé la question préalable, très-importante, de savoir si les Vibrions sont des animaux ou des végétaux ! Pour nous, nous n'hésitons pas à le dire, ce sont des végétaux, des Protophytes.

Où chercherait-on les traits distinctifs propres à établir, d'une façon rigoureuse, la nature végétale ou animale de tels ou tels êtres équivoques ? Une des différences que l'on citait autrefois avec le plus de confiance, et que l'on tirait de l'absence d'une cavité digestive dans les organismes végétaux, n'a évidemment pas la valeur qu'on lui attribuait, car nous avons vu des animaux qui n'ont ni bouche, ni cavité digestive. Qui songerait aujourd'hui à chercher des caractères différentiels dans le mode de reproduction ? Ce n'est pas non plus, nous venons de le voir, l'excitabilité et la sensibilité qui pourraient les fournir. Dirons-nous que les tissus des animaux n'ont pas le caractère de rigidité propre aux tissus des végétaux? Ou bien chercherons-nous une différence entre les Protozoaires et les végétaux inférieurs dans l'existence exclusive chez les premiers d'une *vésicule contractile?* Mais un bon nombre de Protozoaires ne possèdent pas de vésicule contractile ; et, de plus, M. de Bary a fait voir récemment que des spores de Mycétozoaires ont en apparence la même consistance que les Protozoaires, émettent, comme beaucoup d'entre eux, des expansions sarcodiques, offrent comme eux une sorte de locomotion, et, ce qui est encore plus remarquable, possèdent, comme certains Rhizopodes, une vésicule contractile douée de mouvements rhythmiques. La décou-

verte, faite par M. Schmidt, de la cellulose dans l'enveloppe tégumentaire des Tuniciers, découverte confirmée par les recherches de MM. Lœwig et Kölliker, a été étendue par M. Berthelot : ce savant chimiste a montré que la *tunicine* peut être transformée en sucre; et il a fait voir que la *chitine* qui constitue en partie le tégument des Arthropodaires est formée par une substance au moins analogue à la tunicine, contenant cependant une petite quantité d'azote, mais pouvant aussi être transformée en sucre. De tels faits doivent empêcher de prendre la composition chimique comme caractère différentiel absolu entre les deux Règnes. En réalité, il ne semble pas y avoir d'autre différence bien tranchée entre les Protophytes et les Protozoaires que celle qui est fondée sur la nature de leurs aliments et sur la manière dont ces aliments sont incorporés. Encore cette différence ne peut-elle être invoquée avec une bien grande confiance : car, s'il est vrai que, chez les animaux, les matières alimentaires paraissent d'ordinaire pénétrer dans le corps à l'état plus ou moins solide, pour y être soumis à une digestion plus ou moins complète, il n'est pas certain que ce soit là une règle tout à fait constante, et qu'il n'y ait pas des exceptions, peut-être nombreuses, chez les Protozoaires. Et, de même, nous n'avons aucune connaissance exacte de la nature des substances nutritives qu'absorbent tous ces animaux inférieurs.

Nous devons en conclure que la nature n'a pas établi de ligne de démarcation bien nette entre les deux Règnes. Les animaux et les végétaux se continuent par une progression insensible, et c'est avec raison qu'on les a réunis sous le nom commun de *Règne organique*.

TROISIÈME LEÇON.

11 juin 1864.

PARTIES CONDUCTRICES DU SYSTÈME NERVEUX.

Considérations sur les phénomènes d'excitabilité et de mouvement observés en l'absence du système nerveux. — Nerfs. — Historique. — Structure des nerfs de la vie animale et des nerfs de la vie organique. — Quel est l'élément essentiel dans la fibre nerveuse. — Structure dans la série animale.

Je dois revenir sur les faits que j'ai indiqués dans la dernière leçon pour bien en préciser, sous forme de résumé, la signification et la portée.

La question dont nous nous occupons m'a amené à vous parler des Protozoaires. Ces animaux, presque tous microscopiques, ont formé, par une prodigieuse accumulation de leurs dépouilles, d'immenses couches de terrains sédimentaires : s'ils sont ainsi d'un grand intérêt pour le Géologue, combien ne sont-ils pas intéressants aussi aux yeux du Physiologiste ? Ils sont placés, pour ainsi dire, sur la limite indécise au niveau de laquelle se trouvent en con-

tact le Règne végétal et le Règne animal. Ils sont d'une organisation aussi élémentaire que possible ; c'est la matière organisée et vivante dans sa plus simple expression. Pour certains naturalistes qui considèrent toutes les espèces animales comme issues peu à peu d'un très-petit nombre d'êtres primitifs et rudimentaires, par une série de perfectionnements successifs, ce seraient là les ancêtres primordiaux de tout le Règne animal ! Ai-je besoin, d'ailleurs, de vous dire que cette conception n'a encore pour appui aucun fait important, sérieusement observé ?

Mais ce que je tiens à faire bien remarquer, c'est la simplicité extrême de la structure des Protozoaires, l'absence d'organes véritables, bien distincts, et de fonctions localisées. Chez eux, tout est diffus. Ils jouissent bien évidemment d'excitabilité, ils exécutent des mouvements ; mais ils ne paraissent pas avoir une lueur d'instinct : les organes qui président d'ordinaire à ces phénomènes que nous venons d'indiquer, n'existent point. Nous ne trouvons chez ces animaux ni système nerveux, ni muscles. Leur corps est composé d'un protoplasme amorphe, ne contenant aucun élément anatomique figuré.

Nous avons donc vu que la motilité et la sensibilité existent chez certains animaux, à un degré faible, il est vrai, mais d'une façon non douteuse, sans agents spéciaux, distincts, qu'on puisse comparer aux organes de l'innervation et de la musculation. Or, nous avons constaté quelque chose d'analogue dans le Règne végétal. Nous ne trouvons pas, en effet, non plus de muscles ni de système nerveux dans le Sainfoin oscillant, ni dans la Sensitive. Les Zoospores et les filaments mobiles des Anthéridies nous ont offert aussi des mouvements spontanés très-analogues à ceux de

certains Protozoaires ; et, enfin, nous avons mentionné des êtres qui, par leurs caractères les plus importants appartiennent au Règne végétal, mais qui présentent une motilité si remarquable, rappelant si bien celle des Infusoires, que naguère encore les naturalistes discutaient sur la détermination définitive de leur nature, et sur leur classement dans l'un ou l'autre Règne. Témoin le *Volvox globator*, par exemple.

Quelles doivent être nos conclusions? Sommes-nous autorisés à inférer de ces faits que les propriétés physiologiques peuvent exister sans leur substratum ordinaire, c'est-à-dire en l'absence des éléments anatomiques musculaires, nerveux, etc.? Non ; une pareille conclusion ne serait pas légitime, quant à présent. Les mouvements qu'on observe dans ces différents cas ne sont pas absolument semblables à ceux que produit la substance musculaire, lorsque elle est mise en activité. Et il n'est pas nécessaire de supposer que cette substance existe ici dans un état particulier, avec une constitution propre. Nous trouvons chez les Protozoaires une substance très-remarquable dont ils sont presque entièrement formés : c'est le *protoplasme*, lequel, outre les diverses propriétés communes à toute matière organisée, possède certaines propriétés spéciales très-remarquables, à savoir, une sorte de motilité spontanée, et une excitabilité, pour ainsi dire, sensitive, au moyen desquelles s'exécutent les fonctions dont nous avons tracé un tableau rapide.

C'est du moins ainsi, ce me semble, que l'on doit interpréter les manifestations d'activité spontanée qui se montrent chez certains Protozoaires, chez les Rhizopodes par exemple.

Mais d'autres animaux inférieurs, les Infusoires par exemple, présentent des phénomènes bien plus nets de sensibilité et de mouvement; chez plusieurs d'entre eux, il paraît même y avoir de faibles lueurs d'instinct. Il ne faut pas dissimuler l'embarras que l'on éprouve en cherchant à expliquer l'existence de ces phénomènes chez des animaux qui ne paraissent pas avoir non plus d'éléments anatomiques musculaires et nerveux. On n'est pas moins embarrassé lorsqu'il s'agit des Polypes d'eau douce, ces animaux constitués entièrement par une réunion de cellules à peu près semblables toutes les unes aux autres, et chez lesquels les manifestations caractéristiques de la vie animale sont encore plus accentuées. Ferons-nous plier de force tous les faits pour les adapter à des vues systématiques? Si l'étude de l'immense majorité des animaux nous montre les propriétés physiologiques comme des attributs dévolus exclusivement à telles ou telles variétés d'éléments anatomiques, nous refuserons-nous d'admettre des faits exceptionnels ? Quoi ! l'Hydre d'eau douce n'aurait ni contractilité, ni neurilité, ni pouvoir réflexe, ni instinct, parce qu'il n'y a incontestablement, chez cet animal, ni fibres musculaires, ni fibres nerveuses, ni cellules nerveuses ! Mais les faits sont là ; et aucun raisonnement n'a la vertu de changer des faits ? Pourquoi, d'ailleurs, ne pas reconnaître que, chez certains animaux, la matière organisée peut offrir simultanément, et mêlées les unes avec les autres, les diverses propriétés qui se séparent chez les animaux plus élevés ! Ne peut-on pas admettre, comme une hypothèse assez plausible, que, dans cette matière organisée, les diverses substances qui doivent se dissocier ailleurs pour former des éléments anatomiques distincts, sont amalga-

mées, pour ainsi dire? Il faut bien remarquer, en définitive que les propriétés physiologiques appartiennent non pas à l'élément anatomique figuré, mais à la matière qui le compose. La figure que revêt cette matière, pour constituer l'élément anatomique, peut bien avoir de l'influence sur le sens dans lequel s'exerce l'action physiologique; mais elle ne peut avoir au fond aucune influence sur l'existence même de la propriété. Elle n'est, suivant toute vraisemblance, qu'un mode de perfectionnement, et apparaît lorsque les substances douées d'une activité physiologique spéciale se séparent pour remplir isolément leurs rôles. Tant que la chimie physiologique ne sera pas assez avancée pour reconnaître telle ou telle matière, contractile, nerveuse ou autre, sous quelque forme et en quelque quantité qu'elle se trouve, nous ne saurons pas d'une façon exacte quelle est la valeur de l'hypothèse que nous venons d'indiquer et qui nous paraît le mieux rendre compte des faits.

Il est clair, d'ailleurs, qu'un pareil état de choses doit nuire à la perfection du mécanisme des fonctions. Aussi cette diffusion des propriétés physiologiques ne peut exister que dans des organismes très-inférieurs. Dès que les fonctions exigent une grande précision, des éléments anatomiques distincts, doués des propriétés spéciales, apparaissent; il y a dès lors des organes, des appareils plus ou moins séparés les uns des autres; il y a des fonctions confiées exclusivement à tels ou tels organes, à tel ou tel appareil.

C'est ainsi que se fait la *division du travail physiologique*, ce grand procédé de perfectionnement, dont j'ai déjà dit un mot dans ma première leçon, en vous rappelant que cette vue philosophique est due à M. Milne Edwards.

C'est ainsi que se constituent les organes nerveux. Ce sont donc là des instruments de perfectionnement. Au fur et à mesure que nous nous élèverons vers les animaux supérieurs, nous verrons le perfectionnement faire de nouveaux progrès.

Nous verrons alors, outre les instruments servant immédiatement à la fonction, d'autres organes, des centres chargés de contrôler le travail individuel, de le coordonner et de l'harmoniser. L'animal pourra alors associer un certain nombre d'actions distinctes vers une résultante, vers un but déterminé; et pour cela, il aura un système nerveux complexe, formé de parties ayant un rôle spécial à remplir et reliées les unes aux autres par d'intimes connexions.

Mais on ne passe peut-être pas brusquement des animaux dénués de tout système nerveux à ceux chez lesquels toutes les fonctions de relation s'exécutent exclusivement au moyen de ce système. On rencontre d'abord des organisations inférieures qui pourraient bien former, pour ainsi dire, la transition. Ainsi il n'est pas certain que l'innervation soit entièrement concentrée dans le système nerveux des Planaires. Il n'est pas impossible que chez ces animaux, que Dugès réunissait à d'autres sous le nom de *neuro-myaires*, il y ait encore une sorte de diffusion des fonctions de motilité et d'excitabilité sensitive et motrice. Dans cette hypothèse, il n'y aurait encore chez ces animaux qu'une centralisation partielle : mais c'est ce qui ne ressort pas des expériences d'une façon suffisamment claire. On sait qu'on peut diviser ces animaux en segments assez petits, dont quelques-uns seuls contiennent une partie du centre nerveux : il serait bien intéressant de pouvoir

s'assurer s'il reste dans tous les segments, avant la régénération des parties qui leur manquent pour former des animaux complets, quelques traces de fonctions dites d'innervation centrale : mais on n'a pas encore pu arriver à des données précises sur cette question. En tout cas, on ne peut pas croire avec Dugès que ces fonctions survivent parce que ces segments se meuvent et se dirigent dans un sens constant, le même qu'ils suivaient alors qu'ils faisaient partie du tout, car on sait que c'est là un phénomène dû au mouvement des cils vibratiles qui garnissent leur surface tégumentaire, cils qui s'agitent dans un sens toujours le même, sans participation du système nerveux. Quoiqu'il en soit, cette centralisation que nous constatons déjà chez les Planaires et chez d'autres animaux inférieurs, se prononce de plus en plus chez les animaux d'une organisation plus élevée, et, dans l'embranchement des Mollusques, nous sommes en présence d'animaux doués d'un système nerveux bien défini, qui est l'appareil exclusif des fonctions de relation. Nous allons commencer l'étude générale de ce système.

Le système nerveux est composé, ainsi que nous l'avons dit, de *parties centrales* et de *parties conductrices*. Les premières sont les organes de réception, et aussi de réaction pour toutes les excitations venues des diverses parties du corps. Ce sont aussi ces parties qui sont le siége des phénomènes de l'instinct et de l'intelligence. Je vous rappelle encore que ces parties sont constituées exclusivement par des ganglions chez les animaux inférieurs, et que chez les animaux supérieurs, elles sont formées par des ganglions et par l'axe cérébro-spinal.

Nous laisserons de côté pour le moment la physiologie des centres nerveux, et nous commencerons notre étude par les parties conductrices, par les nerfs. Nous allons examiner les nerfs d'abord en eux-mêmes, puis nous verrons comment ils se mettent en rapport avec les centres et avec la périphérie. Nous ferons cet examen de deux points de vue : d'abord, du point de vue anatomique, puis du point de vue physiologique. C'est d'ailleurs une étude tout à fait générale que nous allons entreprendre. Mais, vous le concevez bien, nous serons obligés de nous attacher surtout aux considérations qui sont relatives au type propre aux animaux supérieurs, et cela pour deux raisons : ce type est le plus compliqué et c'est le mieux connu. Nous pourrons donc déduire de nos études des notions plus certaines, et, en même temps, plus détaillées. Aussi, lorsque nous aborderons l'histoire du système nerveux chez les animaux inférieurs, nous n'aurons plus qu'une comparaison à poursuivre entre la structure et les fonctions de leur système nerveux d'une part, et, d'autre part, les données que nous aura fournies l'étude de l'anatomie et de la physiologie du système nerveux des animaux supérieurs, c'est-à-dire des Vertébrés. Enfin, je tiens beaucoup à vous rappeler que, dans les considérations que je vais exposer sur les nerfs, j'ai en vue exclusivement de vous faire connaître les éléments nécessaires à la solution d'une importante question de Physiologie générale, à savoir, la question de l'identité des propriétés physiologiques des fibres nerveuses, quelle que soit la fonction que ces fibres sont appelées à remplir.

Ainsi, n'attendez pas de moi pour le moment une description complète des nerfs et une discussion de toutes les recherches entreprises dans le but de déterminer leurs

fonctions. J'aurai dit tout ce que je veux dire, lorsque j'aurai posé les bases essentielles d'une comparaison anatomique et physiologique entre les diverses sortes de fibres nerveuses que l'on a cherché à distinguer les unes des autres.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR L'ANATOMIE DES NERFS.

Les nerfs sont les cordons conducteurs qui mettent les centres nerveux en rapport avec les différentes parties du corps. De ces nerfs, les uns portent aux centres les excitations produites par les impressions périphériques, et provoquent les réactions de ces centres ; les autres vont porter aux muscles l'excitation motrice, produit de la réaction. Ce simple énoncé de leurs fonctions vous montre aussi toute leur importance. Sans eux, les centres nerveux isolés et privés de communication avec les organes, ne sauraient être d'aucune utilité ; sans eux aussi les muscles ne pouvant plus recevoir aucune excitation motrice, seraient frappés d'inertie, et leur existence serait également un non-sens physiologique.

Si l'on ne connaissait pas tous les obstacles qui se sont opposés dans l'antiquité aux progrès de l'Anatomie et de la Physiologie, on pourrait s'étonner de voir des parties si importantes méconnues pendant bien longtemps et confondues avec tous les organes allongés et blancs qui peuvent leur ressembler plus ou moins vaguement, tels que les tendons des muscles et les aponévroses ; et cette confusion a laissé des traces si profondes dans le langage même, que, pour le vulgaire encore aujourd'hui, c'est sous le nom de nerfs que sont connus les tendons.

On pourrait se demander comment Hippocrate et ses successeurs pouvaient, avec de semblables données, pratiquer la médecine; mais à quoi bon cette question? Ne devrait-on pas la poser aussi, à propos de presque toutes les notions fondamentales de Physiologie? Savait-on alors un seul mot sur la circulation et la respiration? La Physiologie, dans la haute antiquité, se bornait à quelques notions très-restreintes ; sur la plupart des points importants, c'est une science toute moderne, en quelque sorte contemporaine.

Cependant Hérophile, Érasistrate, ont certainement distingué les nerfs des autres organes : ils admettaient même déjà des nerfs destinés au mouvement et d'autres nerfs destinés à la sensibilité. Galien se fit une idée bien plus nette encore des nerfs que ne l'avaient fait ses prédécesseurs. Il sut que certains nerfs vont se rendre à la peau et sont destinés à la sensibilité, et que d'autres nerfs vont se rendre aux muscles et servent ainsi au mouvement. Galien connut même les fonctions spéciales de certains nerfs. Il découvrit, par exemple, les fonctions des nerfs récurrents ou nerfs laryngés inférieurs, et les ayant coupés sur le Cochon, il fit voir qu'on abolissait ainsi la voix.

Mais, en définitive, les notions que l'antiquité posséda sur les nerfs se réduisent à peu de chose, même au point de vue anatomique. Ce sont les études persévérantes, poursuivies depuis la Renaissance, qui ont progressivement amené cette partie de la science à l'état de développement où nous la voyons aujourd'hui. L'usage du microscope a révélé la structure véritable des nerfs, et, aujourd'hui, l'histoire des nerfs paraît, en grande partie du moins, définitivement constituée.

On a divisé les nerfs en nerfs de la vie animale et nerfs du système grand sympathique, comme je vous l'ai déjà dit. Nous allons commencer par étudier, d'une façon sommaire, la structure des premiers.

Les nerfs de la vie animale, destinés principalement aux relations avec le monde extérieur, proviennent, d'une part, de certaines parties de l'encéphale, et d'autre part, de la moelle épinière. Laissons de côté pour le moment les nerfs encéphaliques ou crâniens, et bornons-nous à l'étude des nerfs rachidiens, lesquels peuvent servir de types lorsqu'il s'agit de considérations générales. Ces nerfs naissent de la moelle par deux racines, l'une antérieure, et l'autre postérieure : ce sont les noms que leur donnent les Anthropotomistes ; chez les animaux, l'attitude étant différente, et la moelle ayant une direction horizontale, ces racines sont l'une inférieure, et l'autre supérieure. Chacune de ces racines est formée de plusieurs radicules. Celles de la racine postérieure traversent, avant de se réunir à la racine antérieure, un renflement ganglionnaire. De leur côté, les radicules de la racine antérieure, rassemblées en un faisceau à une certaine distance de la moelle, viennent se joindre à la racine postérieure, au delà du ganglion, et former avec elle un tronc unique. Le tronc ou cordon nerveux va se ramifiant dans une région déterminée du corps, et envoie des filets aux muscles et à la peau. On possédait déjà autrefois ces notions ; mais nous verrons qu'il faut arriver au commencement de notre siècle pour les voir fécondées par la Physiologie.

Je vous l'ai dit, nous étudierons d'abord les nerfs dans leur continuité, en faisant abstraction de leur origine et de leur terminaison. Les nerfs sont constitués histologique-

ment par des éléments anatomiques spéciaux, par les fibres nerveuses, ou, comme on les appelle encore, les tubes nerveux. Notre attention doit se porter sur ces éléments anatomiques, car c'est en eux que résident les propriétés physiologiques particulières que les centres nerveux mettent en jeu pour provoquer les contractions musculaires, et c'est grâce à eux que ces centres peuvent, d'autre part, être modifiés par les diverses impressions qui ont agi sur la périphérie. Tant que l'intégrité de ces éléments persiste pleine et entière, les centres nerveux continuent à être en relation avec la périphérie ; mais toute relation cesse si l'on interrompt mécaniquement la continuité des fibres nerveuses. Il en est de même si une altération pathologique les envahit ; elles perdent leurs propriétés conductrices ; les fils conducteurs de l'appareil sont brisés, pour ainsi dire ; la communication est détruite.

On a établi plusieurs catégories de fibres nerveuses au point de vue anatomique ; l'on a distingué des fibres larges, des fibres grêles, des fibres dites de Remak ; au point de vue physiologique, on a admis, comme plus ou moins différentes, des fibres nerveuses de la vie animale et des fibres de la vie organique ; ou bien encore des fibres motrices, des fibres sensitives, des fibres vaso-motrices, etc. Laissons pour le moment toutes ces distinctions, et attachons-nous à connaître la constitution anatomique des fibres nerveuses ordinaires de celles qui, par leur réunion, forment les nerfs des membres, par exemple.

Chaque fibre nerveuse est constituée par : 1° le *périnèvre ;* 2° *une gaîne celluleuse ou conjonctive ;* 3° la *substance médullaire ou myéline ;* 4° le *cylindre d'axe ou filament axile.*

1° *Périnèvre.* — Le périnèvre, décrit par M. Robin, entoure plusieurs faisceaux primitifs des tubes nerveux, dans les nerfs de la vie animale et dans les filets blancs du grand sympathique; il les entoure comme le myolemme entoure les faisceaux striés des muscles volontaires. Il commence, pour les nerfs sensitifs, aux ganglions de leurs racines, et pour les nerfs moteurs, à leur issue de la dure-mère ; il accompagne ces nerfs jusqu'à leur terminaison, ou jusqu'à une bien faible distance de cette terminaison, en se ramifiant à chaque division des faisceaux, au point de ne contenir à la périphérie qu'un tube nerveux. Le périnèvre est constitué par une membrane homogène, finement granuleuse, ayant des noyaux ellipsoïdes dans son épaisseur, noyaux dépourvus de nucléoles. Le périnèvre se continue avec la substance des corpuscules du tact et des corpuscules de Pacini ; mais il cesse un peu avant la terminaison des nerfs moteurs. Je ne devais peut-être pas parler du périnèvre alors que je vous faisais la description de la fibre nerveuse, puisque cette membrane enveloppe les faisceaux primitifs formés de plusieurs tubes nerveux ; cependant, d'après ce que je viens de vous dire, vous voyez qu'elle entoure aussi le tube nerveux jusqu'auprès de sa terminaison, alors qu'une dernière ramification l'a isolé des autres tubes qui constituaient le faisceau ; et, par conséquent, on est forcé de considérer le périnèvre comme faisant en quelque sorte partie constituante des fibres nerveuses, au moins pendant une partie de leur trajet.

2° *Gaîne celluleuse.* — La véritable enveloppe spéciale du tube nerveux, c'est la gaîne celluleuse ou conjonctive, ou gaîne de Schwann. Elle est formée par une membrane mince, fine, dont on ne peut apercevoir l'épaisseur que lors-

que, par une déchirure, on l'a privée de la matière qu'elle contenait. Elle présente quelquefois des stries d'une excessive finesse; elle est en rapport avec des noyaux ovalaires. C'est lorsque les fibres nerveuses ont perdu leur myéline, par suite de dégénération atrophique, que l'on peut surtout étudier les caractères principaux de la gaîne de Schwann. Sa minceur et sa flaccidité se révèlent par le plissement irrégulier qu'elle présente alors.

3° *Matière médullaire.* — Dans cette gaîne conjonctive on trouve une matière médullaire ou myéline qui, lorsqu'elle est intacte, est visqueuse, semi-liquide, de nature graisseuse, tout à fait transparente et réfractant fortement la lumière. Elle est homogène, épaisse, de un à trois millièmes de millimètre d'épaisseur. Sa grande réfringence lui donne un aspect particulier, car il en résulte que les fibres nerveuses paraissent limitées de chaque côté par deux lignes très-rapprochées l'une de l'autre, ce qui a fait donner à ces fibres le nom de *fibres à double contour*. Mais la plupart des auteurs anciens ont étudié des fibres nerveuses dont la myéline était altérée; elle avait perdu sa transparence, et, en se coagulant, s'était fragmentée en globules arrondis qui en imposaient aux observateurs. C'est ce qui explique la description qu'en ont donnée les premiers micrographes, entre lesquels il faut citer d'abord Leeuwenhoeck. Fontana, le premier, donna une idée assez exacte de la structure des fibres nerveuses, et ce n'est que depuis les travaux d'Ehrenberg et ceux des micrographes contemporains que l'on connaît entièrement la constitution de la matière médullaire de ces fibres.

5° *Cylindre d'axe.* — Au centre de la substance médullaire on peut constater une partie, découverte par M. Re-

mak, et qui, parmi les noms divers qu'elle a reçus, a conservé surtout celui de *cylinder axis*. C'est un filament flexible, solide, composé de matière azotée. Quelques auteurs lui avaient donné à tort, comme limites, le double contour que l'on aperçoit sur les bords de la matière médullaire. On peut le distinguer, dans certaines préparations, lorsqu'un tube nerveux est rompu : on voit parfois alors le cylindre d'axe ou filament axile, qui a échappé à la rupture, faire saillie hors du tube dans une plus ou moins grande longueur. Certains réactifs, l'acide chromique par exemple, rendent son étude plus facile. Le filament axile m'a toujours paru plein et non pas tubuleux, comme l'admet M. Remak ; et je me range sur ce point, par conséquent, à l'avis de la plupart des histologistes.

Les anatomistes sont presque tous d'accord pour admettre la structure des fibres nerveuses telle que nous venons de l'énoncer brièvement ; cependant il en est qui la regardent comme plus compliquée. Ainsi M. Stilling considère l'enveloppe médullaire comme constituée par un réseau extrêmement riche de tubes très-fins; et le filament axile serait formé de trois couches emboîtées et concentriques, d'où partiraient de petits tubes allant s'anastomoser avec ceux de la gaîne médullaire. Cette manière de voir n'a pas été confirmée par les observateurs qui ont cherché à contrôler les recherches de M. Stilling. J'ai eu l'occasion, très-peu de temps après la publication du travail de cet auteur, de faire remarquer qu'il s'agissait probablement là d'une erreur dérivant de ce que M. Stilling avait fait ses préparations sur des nerfs durcis dans l'acide chromique et dont la substance médullaire et le

cylindre axile avaient été modifiés par l'action de cette substance. En Allemagne, on avait jugé de même les faits en question.

Nous voici en présence des éléments qui constituent le tube nerveux, l'organite; nous sommes naturellement appelés à nous demander si tous ces éléments sont indispensables pour que la fibre nerveuse puisse fonctionner. Or, nous pouvons considérer comme certain qu'un seul d'entre eux est complétement essentiel: c'est le cylindre d'axe, comme nous allons chercher à le démontrer.

En premier lieu, c'est ce filament qui seul est persistant dans toute la longueur des tubes nerveux. En effet, à l'extrémité périphérique des fibres nerveuses, on voit disparaître le périnèvre, la gaîne de Schwann et la substance médullaire : la fibre nerveuse se réduit ainsi au filament axile, et c'est exclusivement par lui qu'elle se met en rapport avec les organes terminaux des nerfs, soit sensitifs, soit moteurs. D'autre part, à l'origine des nerfs, le cylindre d'axe peut seul être suivi, comme nous le verrons plus tard, jusque dans les profondeurs de la substance grise des centres nerveux. L'anatomie comparée vient aussi nous apporter des preuves d'une très-grande valeur. Les fibres nerveuses, chez un grand nombre d'animaux inférieurs, semblent n'être plus constituées que par le filament axile. Il peut en être à peu près de même chez certains Vertébrés : ainsi, chez la Lamproie, poisson de l'ordre des Cyclostomes, le filament axile est nu dans l'enveloppe celluleuse, comme l'a montré M. Stannius. Je me suis assuré à plusieurs reprises de l'absence d'une gaîne médullaire chez ce Poisson.



Je n'insisterai pas sur le diamètre des fibres nerveuses; on les a distinguées, d'après ce diamètre, en fibres larges et en fibres minces, et l'on a constaté que les premières appartiennent surtout aux nerfs destinés aux muscles, les autres aux nerfs de la sensibilité. Disons toutefois, dès à présent, que ce n'est pas une loi absolue. Bien loin de là! Il n'y a qu'une simple prédominance du nombre des fibres larges dans les nerfs moteurs, et du nombre des fibres grêles dans les nerfs sensitifs. C'est dans les nerfs du système sympathique que l'on rencontre d'ordinaire le plus de fibres grêles relativement, mais ils contiennent aussi des fibres larges.

Lorsqu'on examine le diamètre des fibres nerveuses dans la série des Vertébrés, on reconnaît qu'il en est pour ces fibres comme d'ailleurs pour tous les autres éléments anatomiques. En général, plus on descend l'échelle animale, plus les éléments anatomiques augmentent de volume : ils sont, sous ce rapport, en raison inverse du perfectionnement de l'organisme. Or, chez l'homme et chez les Mammifères, les tubes nerveux ont de douze à quinze millièmes de millimètre de diamètre : ils sont plus larges chez les Reptiles et les Batraciens, et c'est chez les Poissons qu'ils offrent le plus grand diamètre. Chez la Lamproie, par exemple, le diamètre des fibres nerveuses peut acquérir jusqu'à trois centièmes de millimètre (1). Enfin, M. Bilharz a constaté que les nerfs qui se rendent à l'appareil électrique,

(1) Le diamètre des fibres nerveuses chez la Lamproie (*Petromyzon marimus*) est variable dans le même tronc nerveux : on en trouve qui n'ont qu'un ou deux centièmes de millimètre de diamètre; mais d'autres, et en bon nombre, ont $0^{mm},025$; $0^{mm},030$ et jusqu'à près de $0^{mm},040$ de diamètre.

placé sous la peau des flancs, du Silure ou Malaptérure électrique, émanent, pour chaque moitié latérale de l'appareil, d'une seule fibre nerveuse primitive qui mesure un millimètre de diamètre. Seulement l'élément essentiel du tube nerveux, le cylindre d'axe, ne constitue que le tiers ou le quart du diamètre; le reste appartient à l'enveloppe cellulaire, dont la structure est très-compliquée (1).



Au point de vue chimique, la partie centrale de l'organite est constituée par une matière protéique analogue par certains caractères à la fibrille musculaire, mais offrant d'autres réactions qui l'en distinguent complétement. Ainsi, comme le dit M. Kölliker, le filament axile est insoluble dans le carbonate de potasse de même que les fibrilles musculaires ; mais il en diffère en ce qu'il est insoluble dans l'acide chlorhydrique étendu et qu'il se dissout difficilement dans l'acide acétique. La gaîne offre d'assez grandes analogies avec le sarcolemme. Quant à la substance médullaire, elle est composée en grande partie de graisse : c'est la présence de cette matière dans les tubes nerveux qui donne aux nerfs leur aspect blanc caractéristique chez les Vertébrés. La nature de cette matière explique aussi les caractères histologiques des altérations qui envahissent les fibres nerveuses, dans certaines conditions dont nous aurons à parler ultérieurement.

(1) La gaîne de cette fibre primitive colossale est, en effet, composée de trois enveloppes superposées : une première ou enveloppe profonde, qui consiste en un tissu conjonctif avec noyaux allongés et qui rappelle la gaîne de la tige d'un corps de Pacini ; une seconde, consistant en plusieurs couches concentriques de tissu vasculaire ; et une troisième, composée de fibres enroulées circulairement (*Zeitschrift f. w. Zoologie*, von Siebold u. Kölliker, t. VI, 1854-1855, p. 140).

La réaction des nerfs à l'état normal est neutre. Lorsqu'ils ont été fortement excités, leur réaction, comme l'a montré M. O. Funke, se modifie ; elle devient acide.

Jusqu'ici, nous ne nous sommes guère occupés que des nerfs de la vie animale : ceux du grand sympathique offrent d'ordinaire un caractère spécial. Un grand nombre de fibres nerveuses sont remplacées par d'autres éléments appelés *fibres gélatiniformes* ou *fibres de Remak*. Ces fibres sont dépourvues de matière médullaire ; il en résulte que les filets nerveux qui en contiennent un grand nombre, comme les nerfs rénaux, par exemple, sont d'une couleur grisâtre. Elles sont un peu aplaties, et ont un diamètre de quatre à six millièmes de millimètre environ : leurs bords sont assez nets, mais sont bien moins réguliers que ceux des fibres à double contour. L'acide acétique les fait pâlir sans les détruire, et permet de voir plus facilement les noyaux qu'elles renferment. Ces noyaux sont allongés, ellipsoïdaux ; ils ont de $0^{mm},007$ à $0^{mm},016$ de longueur sur $0^{mm},005$ à $0^{mm},007$ de largeur. Le point le plus important de l'histoire de ces fibres, c'est de savoir si elles contiennent chacune un filament axile, car s'il en est ainsi, elles ne diffèrent, en définitive, des fibres nerveuses ordinaires que par l'absence de la gaîne médullaire. C'est un point difficile à bien éclaircir ; toutefois, il faut dire que M. Remak affirme l'existence du filament axile au centre de chaque fibre gélatiniforme. Pour lui et pour un bon nombre d'anatomistes, il n'y a donc aucun doute sur la nature nerveuse de ces fibres ; pour d'autres, pour M. Kölliker, par exemple, ces fibres ne seraient que des éléments de tissu conjonctif ; elles représenteraient une des formes du névrilème. Il me semble impossible d'adopter cette der-

nière opinion quand on voit des nerfs, comme certains filets des nerfs rénaux, que nous citions tout à l'heure, formés à peu près exclusivement de fibres de Remak.

Disons, en terminant, quelques mots de la structure des fibres nerveuses dans les embranchements inférieurs du Règne animal. Chez les Invertébrés, les nerfs ont une structure analogue à celle que je viens de vous exposer. Le microscope y révèle une grande quantité de fibres nerveuses, lesquelles sont privées toutes de la gaîne médullaire que l'on observe chez les Vertébrés. Cette absence de la moelle nerveuse donne aux nerfs une certaine transparence et une coloration grisâtre. On éprouve, à cause de cela, une assez grande difficulté à reconnaître, à l'œil nu, les filets nerveux des Insectes ; parfois même ils ne peuvent être distingués nettement des autres éléments, au moyen du microscope ; et ils ne sont guère mieux caractérisés par l'action des réactifs.

Chez les Mollusques et les Crustacés, on trouve dans les tubes nerveux une matière qui, d'ordinaire, est finement grenue, et qui offre parfois une apparence fibrillaire. Cette matière représente, en grande partie, le filament axile des Vertébrés ; mais elle est certainement bien plus molle ; elle est même souvent semi-fluide, comme la matière médullaire des fibres nerveuses des Vertébrés. Aussi me semble-t-il difficile de faire une assimilation complète entre cette substance et le filament axile. N'est-ce pas plutôt une partie mixte, ayant des caractères des deux sortes de parties élémentaires en question (1) ?

(1) Chez l'Escargot (*Helix pomatia*), les fibres nerveuses sont très-difficiles à isoler les unes des autres. Les faisceaux nerveux sont entourés

Un petit nombre de Zoophytes seulement possèdent un système nerveux nettement reconnaissable. On répète partout la description donnée par Tiedemann du système nerveux de l'Astérie. On admet, d'après cet auteur, un anneau nerveux qui circonscrit l'ouverture buccale et donne naissance, à la base de chaque rayon, à des filets destinés à ce rayon. J'ai cherché bien des fois à préparer le système nerveux de l'Astérie, tel qu'on le décrit d'ordinaire, et je crois devoir vous dire que je n'y ai pas réussi. Cependant, sans parler des résultats physiologiques que je vous ferai connaître plus tard, il y a des faits anatomiques qui sont des indices suffisants pour admettre au moins l'existence

d'une gaîne assez épaisse qui offre souvent des plis transversaux, et il semble n'y avoir aucun tissu intermédiaire entre les fibres d'un même faisceau. Les fibres paraissent avoir un diamètre variable, de un à deux ou trois centièmes de millimètre. Leur paroi contient quelques noyaux ovalaires, assez allongés, dépourvus de nucléoles. Le contenu des fibres est finement granuleux, et a fréquemment une apparence irrégulièrement fibrillaire dans le sens longitudinal. Ce contenu est évidemment mou, mais non liquide ; il est même assez tenace, il n'est pas aisé de le faire sortir des tubes qui le contiennent, même par une forte compression.

Les fibres nerveuses de l'Écrevisse (*Astacus fluviatilis*) sont plus faciles à étudier. Elles sont également réunies en faisceaux, lesquels sont entourés d'une gaîne d'une épaisseur variable ; mais, dans l'intérieur du faisceau, elles ne sont pas aussi adhérentes les unes aux autres que le sont celles de l'Escargot, de façon qu'elles peuvent s'y déplacer individuellement, et que l'on peut ainsi, même au milieu du faisceau, étudier les caractères de quelques-unes des fibres. D'ailleurs on arrive à obtenir, sans trop de peine, des fibres isolées. Les fibres ont un diamètre variable de un centième à quatre centièmes de millimètre. Elles sont assez régulièrement cylindriques, et limitées par un bord très-mince et très-net. Quelquefois ce bord semble offrir de petits enfoncements à des intervalles plus ou moins grands ; mais on peut s'assurer que cette apparence est due à la

d'un système nerveux rudimentaire chez ces Échinodermes. On remarque, en effet, à l'extrémité de chacun des rayons, une petite tache rouge qui présente les caractères d'un œil rudimentaire; on y a même trouvé des membranes et une lentille cristalline analogues à celles des animaux supérieurs. L'animal marche sur la face tentaculaire de son corps, en recourbant l'extrémité de chacun des rayons, de façon à exposer à la lumière cet œil rudimentaire. Or, il est impossible de comprendre l'existence d'un organe de vision sans un système nerveux, et, d'ailleurs, comme l'indique M. Haeckel, on trouve quelques nerfs et un ganglion qui complètent cet appareil visuel. Les nerfs, d'après

présence de noyaux dans l'épaisseur de la mince paroi de la fibre. On voit d'ailleurs aussi des noyaux de distance en distance entre les deux bords, et l'on reconnaît qu'ils sont ovalaires et légèrement aplatis, dépourvus de nucléoles. Ils ont environ deux centièmes de millimètre de longueur, et dix à douze millièmes de millimètre de largeur; ils se colorent assez vivement par la solution aqueuse de fuchsine. On voit encore dans les faisceaux des noyaux très-allongés, ayant jusqu'à plus de quatre centièmes de millimètre de longueur, et seulement trois à cinq millièmes de millimètre de diamètre : ces noyaux appartiennent sans doute à quelques fibrilles de tissu conjonctif interposées aux tubes nerveux. Il y a aussi, de distance en distance, de petits amas de fines granulations graisseuses entre les fibres. Le contenu des tubes est transparent, à peine grenu dans quelques-uns d'entre eux. Il est semi-liquide, s'écoule même en partie hors des tubes sous l'influence de la compression. On ne voit rien, au milieu de cette matière, qui rappelle le filament axile, même par l'emploi de réactifs appropriés. Dans quelques fibres, il se forme, probablement après que les nerfs ont été détachés du corps, des gouttes d'une matière tout à fait transparente, gouttes dont les bords sont tracés par une ligne extrêmement fine. L'acide acétique rend les noyaux plus apparents, mais ne fait subir que de très-faibles modifications aux fibres nerveuses elles-mêmes.

cet anatomiste, seraient formés de tubes nerveux cylindriques, devenant très-variqueux par l'action de l'eau.

Telles sont les notions sommaires que je devais vous donner sur la structure des parties conductrices du système nerveux, notions qui servent de préliminaire indispensable à l'étude de la Physiologie de ces parties.



QUATRIÈME LEÇON.

14 juin 1864.

PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES DES NERFS.

Les nerfs sont-ils contractiles ? — Ils sont excitables, conducteurs et excitateurs. — Sensitivité. — Motricité. — Étude de l'excitabilité des nerfs. — Action des excitants mécaniques, thermiques, électriques et chimiques sur les nerfs. — Influence de l'anémie locale sur les nerfs. — Résistance des nerfs aux diverses causes d'altération.

Les nerfs possèdent-ils des propriétés analogues à celles des muscles ? En d'autres termes, les nerfs sont-ils contractiles ? Cette question peut vous paraître singulière, et cependant elle a été agitée : Éverard Home, en 1801, croyait si bien à leur contractilité, qu'il a essayé de la démontrer expérimentalement. Il avait cru voir, dans les amputations des membres, les nerfs revenir sur eux-mêmes ; mais cette rétraction n'existe pas telle qu'il la concevait : en effet, les nerfs ne sont pas libres dans les espaces interorganiques qu'ils occupent ; ils sont reliés aux tissus voisins par du tissu conjonctif plus ou moins serré, et il n'est pas

étonnant que les nerfs soient plus ou moins entraînés par la rétraction des parties musculaires qui les environnent.

On n'observe des phénomènes de contractilité que dans la chaîne ganglionnaire de certains Annélides, comme l'a indiqué M. Mandl, le premier. Des détails plus précis ont été donnés depuis sur les caractères et la cause de cette contractilité par M. Leydig. Dans ce cas, les phénomènes que l'on observe ne sont pas dus à la contractilité de la substance nerveuse elle-même, comme l'avait cru M. Mandl, mais à l'existence d'une certaine quantité de fibres musculaires dans le névrilème de la chaîne ganglionnaire. Ces dispositions se rencontrent surtout chez les animaux dont le corps est sujet à subir des variations considérables de forme et de longueur. C'est dans la chaîne ganglionnaire des Sangsues que M. Mandl avait constaté les phénomènes de contractilité qu'il a signalés. M. Leydig a reconnu la présence de fibres musculaires, non-seulement chez les Sangsues, mais encore autour de la chaîne ventrale des *Pontobdella muricata*, *Piscicola respirans*, *Lumbricus agricola* et *Lumbricus variegatus*. Il a trouvé de ces fibres musculaires chez le *Sipunculus nudus*, et il pense que l'enveloppe du cordon abdominal et des branches qui en partent chez l'*Echiurus*, enveloppe décrite par M. de Quatrefages, en contient également. Il est d'ailleurs très-facile de constater cette contractilité. On n'a qu'à exciser, comme je le fais ici, une petite partie de la chaîne ganglionnaire d'un Ver de terre, on voit ce tronçon qui se courbe spontanément dans un sens ou dans l'autre ; et un mouvement peut se faire ensuite lentement dans le sens opposé, sans qu'on ait produit la moindre excitation nouvelle.

En réalité, les nerfs ne présentent que des phénomènes de simple élasticité. Lorsqu'ils ont été étirés, ils reprennent leur longueur primitive, dès que la cause qui les allongeait cesse d'agir, et laissent voir de nouveau cette sorte de plissement transversal qu'ils offrent à l'état normal, plissement qui contribue à leur donner un aspect caractéristique et qui avait été déjà décrit par Fontana.

L'étude de l'action physiologique des nerfs est assez facile, parce qu'ils sont en rapport avec des réactifs, pour ainsi dire ; je veux parler des organes avec lesquels leurs extrémités centrales et périphériques sont en relation, organes qui, entrant en activité chaque fois qu'ils sont excités par les nerfs, accusent ainsi par des phénomènes plus ou moins manifestes les modifications subies par ces nerfs. Ces sortes de réactifs physiologiques de l'action des nerfs sont, d'une part, les centres nerveux, et, de l'autre, les muscles. Aussi les réactions produites par une excitation des nerfs seront-elles, suivant les cas, tantôt des manifestations de douleurs, tantôt des contractions ; tantôt enfin, ces deux sortes de phénomènes pourront se montrer simultanément.

Nous nous occuperons plus tard, et d'une façon toute spéciale, des attributs qui doivent être considérés comme les véritables propriétés physiologiques des nerfs. Pour le moment, contentons-nous des notions qui ont cours dans la science ; nous voyons que ces propriétés peuvent se réduire à trois : les nerfs sont *conducteurs*, *excitables* et enfin *excitateurs*.

Comme organes conducteurs, ils transmettent, dans le sens centripète, les impressions produites sur la périphérie,

impressions qui arrivent ainsi aux centres nerveux et vont les faire entrer en activité. Dans le sens centrifuge, ils transportent jusqu'aux muscles les excitations qui partent des centres nerveux et vont déterminer des contractions musculaires. Il n'y a rien de plus simple à démontrer que cette propriété conductrice des nerfs. Voici une Grenouille qui sent parfaitement les excitations et qui réagit vigoureusement. Nous la préparons de façon à ce que son train postérieur ne soit plus relié à la partie antérieure du corps que par les faisceaux nerveux lombaires. Vous constatez aisément que, l'opération une fois faite, le mouvement et la sensibilité sont complétement conservés dans les membres postérieurs. La contre-épreuve est facile à faire. Nous allons couper, sur une autre Grenouille, tous les faisceaux nerveux destinés à un des membres postérieurs; immédiatement il y a dans ce membre paralysie de la sensibilité et des actions excito-motrices, paralysie de tous mouvements volontaires ou autres. Je veux profiter de cette expérience ponr attirer votre attention sur un fait qui n'est pas sans intérêt. Il arrive souvent que, lorsque l'on coupe ainsi sur une Grenouille le faisceau des nerfs qui se rendent à l'un des membres postérieurs, on constate, dans les premiers moments, un affaiblissement très-marqué du mouvement et de la sensibilité dans le membre dont les nerfs restent intacts. Cet affaiblissement est dû probablement à une sorte d'épuisement passager de la moelle, épuisement causé par l'excitation très-vive résultant de l'opération.

Mais les nerfs sont-ils de simples conducteurs? Sont-ils, en quelque sorte, de simples rhéophores? Non, ils sont éminemment excitables; appliqués sur un point quel-

conque de la plus grande partie de leur longueur, les excitants artificiels produisent, dans le sens centripète ou dans le sens centrifuge, des phénomènes de sensibilité ou de motricité. Sur un Mammifère quelconque, sur ce Rat, par exemple, nous coupons le nerf sciatique d'un côté : ce nerf offre alors deux bouts, l'un qui reste en rapport avec la moelle, l'autre qui est en relation avec la périphérie. Au moment de la section, il s'est produit un mouvement dans le membre, à cause de l'excitation du nerf déterminée par l'instrument tranchant. Aussitôt que ce premier effet s'est dissipé, si l'on excite le bout central du nerf coupé, l'animal s'agite violemmeut, il jette des cris de douleur ; mais il ne se montre pas de mouvements dans les muscles auxquels se rend ce nerf : vous voyez, au contraire, des mouvements se produire lorsque l'on excite l'extrémité du bout qui va à la périphérie ; mais il ne se manifeste, vous le concevez bien, aucun phénomène de sensibilité.

Ainsi, vous le voyez, les nerfs ne sont pas de simples cordons conducteurs, ils sont *excitables*, et les phénomènes qui nous permettent de constater cette excitabilité nous démontrent en même temps que les nerfs sont *excitateurs*. Le nerf excité transmet une sorte d'impulsion aux organes avec lesquels il se trouve en rapport, et les fait passer de l'état de repos à l'état d'activité. En effet, les muscles du membre postérieur du Rat sont dans le repos le plus absolu, après que le nerf sciatique a été coupé ; mais, dès que j'excite l'extrémité de ce nerf qui va vers la périphérie, les muscles entrent en contraction. Il en est de même pour la moelle épinière, lorsque j'excite la partie centrale du même nerf. Or, la propriété physiologique en vertu de laquelle les nerfs, sous l'influence d'une excitation, pro-

voquent la contraction musculaire, a été désignée par Haller et ses successeurs immédiats sous le nom de force nerveuse (*vis nervosa*). C'est cette propriété que M. Flourens le premier a proposé de désigner sous le nom de *motricité*. Et ce mot excellent a été adopté depuis par tous les physiologistes. Mais il est clair qu'il ne peut pas convenir, lorsqu'il s'agit de la propriété en vertu de laquelle les fibres nerveuses excitées mettent en jeu l'activité des centres nerveux, et produisent, soit de la douleur, soit des actions réflexes. Dans le premier cas, la propriété pourrait être nommée *sensitivité;* dans le second, *excito-motricité*. D'ailleurs, pour peu qu'on y réfléchisse, toutes ces dénominations s'appliquent, en réalité, à une seule et même propriété, celle que possèdent les nerfs d'être excitateurs, et l'on pourrait se servir d'un terme générique, *excitatricité*, par exemple, si le mot ne paraissait pas trop barbare. Nous aurons bientôt, comme nous l'avons déjà dit, l'occasion de revenir sur ces propriétés, d'examiner leur signification réelle, lorsque nous chercherons à bien déterminer ce qui doit être regardé comme la véritable propriété physiologique spéciale des fibres nerveuses.

Pendant la vie, et lorsque les communications entre les nerfs et les centres nerveux sont intactes, ce sont tantôt les centres qui mettent en jeu l'excitabilité des fibres nerveuses, qu'ils soient le point de départ d'une excitation volontaire ou qu'il s'agisse d'une irritation excito-motrice, et tantôt ce sont les impressions périphériques qui agissent alors sur les fibres nerveuses centripètes. Mais, ainsi que nous venons de le voir, nous pouvons mettre en jeu l'excitabilité des nerfs d'une manière artificielle, expé-

rimentale. Les excitants expérimentaux sont de différents ordres : nous venons de constater que l'on peut provoquer l'action d'un nerf en le pressant entre les mors d'une pince anatomique : vous pouvez vous assurer qu'on produit le même effet en piquant le nerf, en le froissant, en le tiraillant, en le déchirant. Tous ces procédés d'excitation peuvent être réunis sous le nom commun d'*excitants mécaniques*.

On peut ranger à côté de ces excitants une autre classe d'agents, sous le nom d'*excitants physiques*. C'est dans cette classe que nous rangerons les vibrations de l'air qui produisent le phénomène du son, en ébranlant d'une façon médiate les extrémités périphériques du nerf acoustique. C'est encore dans ce groupe qu'on doit ranger l'action de la lumière sur la rétine, et par son intermédiaire sur les terminaisons du nerf optique. Enfin, nous ne saurions en séparer non plus les agents *thermiques*, c'est-à-dire ceux qui modifient la chaleur des extrémités nerveuses. La chaleur et le froid peuvent exciter les nerfs, comme le montrent des expériences très-simples, faites à l'aide de corps chauffés jusqu'à un certain degré (100°, par exemple), ou à l'aide de la glace. Quelque intérêt que présente l'étude de ces divers ordres d'excitants, je ne puis m'y arrêter, car j'ai hâte d'arriver aux *excitants électriques et galvaniques*, agents qui méritent surtout notre notre attention, relativement au sujet que nous avons constamment en vue.

Excitants électriques et galvaniques. — On peut exciter les nerfs à l'aide de l'électricité statique que nous donne une machine électrique, ou bien à l'aide de celle qui est condensée dans une bouteille de Leyde : on obtient ainsi

des effets instantanés et plus ou moins intenses. Mais ces effets sont loin d'être aussi intéressants que ceux qui sont produits par l'électricité dynamique.

Examinons donc les effets des courants électriques que l'on fait passer par les nerfs. Nous confondrons, dans cet exposé très-sommaire, les effets produits par les courants ordinaires et ceux qui peuvent être obtenus à l'aide des courants induits ; nous ne tiendrons pas compte non plus de la source de l'électricité ainsi développée. Nous ne ferons qu'un seule distinction entre les courants, suivant qu'ils sont continus ou intermittents. Nous allons étudier successivement les effets déterminés par ces deux sortes de courants ; et, pour le moment, nous ne parlerons que de leur action sur les nerfs détachés du centre nerveux par une section transversale. Aussi cette action ne sera-t-elle révélée que par des contractions musculaires.

A. *Courants continus.* — Si l'on emploie sur un nerf sain un courant intense, produit avec huit ou dix éléments de Bunsen, on observe une contraction énergique pendant tout le temps que passe le courant ; il y a comme une sorte de convulsion tétanique. Si le courant que l'on emploie est faible, on observe une contraction à l'instant de la fermeture du circuit, c'est-à-dire au moment où les deux rhéophores sont appliqués sur le nerf. Pendant tout le temps que le courant parcourt le nerf, on n'observe aucune contraction, mais au moment où l'on enlève les rhéophores, par conséquent au moment où l'on ouvre le courant, il se produit une nouvelle contraction.

D'après M. Chauveau, si le courant est très-faible, l'excitation n'a lieu qu'au point de contact du pôle négatif, c'est-à-dire dans le lieu de sortie du courant. Cet effet est

surtout appréciable lorsque la disposition du nerf soumis à l'expérimentation permet de placer les deux pôles de la pile sur deux faisceaux nerveux différents, comme l'a fait M. Chauveau sur le nerf facial du Cheval. On voit alors se contracter exclusivement les muscles qui sont animés par le rameau nerveux avec lequel le pôle négatif est en contact. On peut rendre les effets encore plus saillants, en appliquant l'un des électrodes sur le nerf facial d'un côté, et l'autre sur le même nerf du côté opposé. Les muscles d'un seul côté se contractent, et ce sont ceux qui sont sous la dépendance du nerf sur lequel est appliqué l'électrode négatif. Pour ce physiologiste, la contraction que l'on observe au moment de l'ouverture et au moment de la fermeture du courant serait due à des extra-courants instantanés qui se développeraient alors, et qui seraient beaucoup plus intenses que les courants continus. D'après la plupart des auteurs, il serait nécessaire, pour obtenir un effet, d'appliquer les deux pôles suivant l'axe longitudinal du nerf soumis à l'expérience, et les effets seraient nuls si l'on applique les deux pôles suivant l'axe transversal. Or, M. Chauveau a fait voir le peu fondement de cette proposition. Il a montré qu'il suffisait que le nerf fût assez gros et que les deux pôles fussent séparés par une distance suffisante, comme ils peuvent l'être, par exemple, sur le nerf facial du Cheval, pour observer des contractions musculaires sous l'influence d'une excitation transversale du nerf.

L'effet des courants continus n'est pas tout à fait le même, suivant que le courant est *direct* ou qu'il est *inverse*. On sait que le courant est nommé direct quand le pôle positif de la pile est appliqué vers le côté central du nerf

et le pôle négatif vers le côté périphérique; il est dit inverse, lorsque l'on place les pôles en sens contraire. Or, le courant continu direct affaiblit et épuise assez rapidement l'excitabilité des nerfs, du moins dans la portion de leur trajet qu'il a parcourue. On peut, en effet, comme je vous le montre ici, en plaçant les électrodes sur une autre partie de la longueur du nerf, déterminer encore des contractions dans les muscles auxquels se rend le nerf. Lorsque l'on soumet un nerf à un courant inverse, en observe d'abord une première période, période assez longue, pendant laquelle l'excitabilité du nerf paraît exagérée; mais, au bout d'un certain temps, survient une période d'affaiblissement. Ainsi, le courant direct et le courant inverse finissent par faire disparaître momentanément l'excitabilité nerveuse; seulement on arrive plus vite à ce résultat avec le courant direct qu'avec le courant inverse. Lorsque le passage du courant inverse dans un nerf a duré un certain temps, il se produit ordinairement, comme l'a montré surtout M. Matteucci, des contractions violentes, tétaniques même, au moment où l'on interrompt le courant. Ces contractions peuvent durer plusieurs secondes: on les fait cesser dès qu'on rétablit le courant. C'est là un fait bien remarquable; il montre que sous l'influence du passage d'un courant inverse, le nerf se charge, pour ainsi dire, d'influx nerveux, lequel se décharge sur les muscles, dès qu'il cesse d'être soumis à l'action coercitive du courant. Cette expérience prend aussi un intérêt d'un autre genre, lorsqu'on la rapproche de celles de M. Eckhard, expériences dont je vais parler dans un instant; car elle nous offre un exemple de l'action suspensive d'un courant électrique sur un nerf dont l'activité est en jeu.

B. *Courants intermittents.* — Ces courants peuvent être engendrés par des appareils divers, mais l'effet est toujours le même ; il se produit une contraction pendant tout le temps que l'on fait agir le courant jusqu'à ce que le nerf ait perdu son excitabilité. Du reste, l'épuisement du nerf arrive beaucoup plus vite par les courants intermittents que par les courants continus.

Il est un point de l'étude des effets des courants sur lequel j'appelle votre attention. Le phénomène dont je veux parler se manifeste tout aussi bien lorsqu'on emploie les courants continus que lorsqu'on met en usage les courants intermittents. Voici un nerf que je viens d'épuiser par un courant direct. J'essaye en vain l'action d'un courant de cet ordre, je n'obtiens aucun effet : si je laissais le nerf en repos, au bout de quelques minutes, il aurait recouvré, en partie au moins, son excitabilité ; mais je puis rendre immédiatement à ce nerf son excitabilité. Pour cela il me suffit de renverser le courant, de remplacer le courant direct par un courant inverse. Si j'avais épuisé ce nerf par un courant inverse, l'application du courant direct lui rendrait également sur-le-champ son excitabilité. On peut, après avoir rendu ainsi au nerf son excitabilité, laisser les électrodes en contact avec lui jusqu'à ce que cette excitabilité soit épuisée de nouveau, et elle renaîtra dès qu'on renversera le courant ; et l'on peut même détruire ainsi et faire renaître plusieurs fois de suite l'excitabilité d'un nerf par des renversements alternatifs du sens du courant. Ce sont là des phénomènes qui ont été connus dès la première période des études faites sur l'action physiologique des courants galvaniques : Volta les a décrits, et on leur a donné le nom d'*alternatives voltaïques*.

Je ne puis terminer ce court exposé des effets produits par les courants sans vous dire quelques mots des caractères différentiels qu'on avait cru pouvoir tirer de la comparaison de leur action sur les nerfs moteurs et sensitifs : ce sera un pas de fait vers la solution de la question qui est le sujet véritable de la première partie du cours, à savoir, l'examen de la valeur des traits distinctifs que l'on a indiqués entre les fibres nerveuses motrices et les fibres nerveuses sensitives. On a constaté qu'en faisant passer un courant continu au travers d'une certaine partie de la longueur d'un nerf mixte, on observe, lorsque le nerf a un peu perdu de son excitabilité primitive, qu'il n'y a de contractions musculaires qu'au moment de la fermeture du courant, s'il est direct, et au moment de l'ouverture ou de l'interruption, si le courant est inverse. MM. Longet et Matteucci ont cherché si les phénomènes seraient les mêmes dans le cas où l'on ferait passer les courants par la racine antérieure, racine exclusivement motrice, des nerfs. Or, ils ont vu que l'on ne produit alors des convulsions qu'au commencement du courant inverse et à l'interruption du courant, direct. On voit que les résultats sont tout à fait renversés, et il paraissait naturel de conclure que la différence était due au mélange des fibres sensitives aux fibres motrices dans les nerfs mixtes : l'on arrivait donc à déduire de ces expériences une preuve puissante tendant à démontrer qu'il y a une différence constitutionnelle entre les nerfs sensitifs et les nerfs moteurs. Ajoutons même que les effets que nous venons d'indiquer se montrent, avec le même contraste, lors même que les nerfs sont récemment mis à nu, à condition que la pile soit très-faible. Cette observation, due à M. J. Regnauld, répon-

drait à l'objection sérieuse que l'on a fondée sur ce que, pour obtenir les effets précédents, il faudrait, suivant les premiers observateurs, attendre un certain temps, parce que, dans une première période qui suit la préparation des nerfs, on verrait les contractions se produire aussi bien à l'ouverture qu'à la fermeture du courant, quel que fût le sens de celui-ci.

Ainsi donc, les expériences de MM. Longet et Matteucci sembleraient fournir un argument sérieux en faveur des physiologistes qui admettent une dissemblance radicale, profonde, entre les fibres nerveuses sensitives et les fibres motrices. Mais quelle est la valeur réelle de cet argument? Toutes les expériences récentes tendent à montrer qu'elle est nulle. En effet, M. Cl. Bernard a fait voir, le premier, que ces expériences, exactes dans les conditions où elles ont été faites, ne donnent plus les mêmes résultats dans les conditions véritablement physiologiques. Lorsque les racines des nerfs sont intactes, et que l'excitabilité des nerfs est encore normale, les contractions ne se montrent jamais qu'au moment de la fermeture du courant, quel que soit le sens de ce courant, et que le nerf sur lequel on agit soit mixte, ou purement moteur. Ces résultats ont été confirmés par M. Em. L. Rousseau et par M. Chauveau. On n'est donc pas autorisé à tirer des expériences que nous avons relatées la conclusion qu'on en avait tirée tout d'abord, puisque ces expériences ne s'appliquent pas aux phénomènes normaux de la physiologie des fibres nerveuses. Il est probable d'ailleurs que ces résultats, qui ont, en tout cas, un certain intérêt, peuvent s'expliquer par les différences considérables d'excitabilité que présentent les divers points d'un nerf quelconque, et par

les modifications de la conductibilité qui se produisent dans les fibres nerveuses après leur séparation des centres nerveux. Si l'on tient compte de ces particularités, et si, de plus, on a égard aux données qui ressortent des expériences de M. Chauveau, c'est-à-dire à la prédominance d'action de l'électrode négatif lorsqu'on fait passer un courant galvanique dans un nerf, on arrive à se rendre compte, jusqu'à un certain point, des résultats obtenus par les premiers observateurs.

En résumé, l'action des courants galvaniques sur les nerfs mixtes et sur les nerfs moteurs ne révèle aucune différence réelle entre les fibres nerveuses motrices et les fibres nerveuses sensitives.

Excitants chimiques. — Nous ne devons nous occuper ici que de certains agents qui exercent un influence spéciale sur les nerfs. Dans ces dernières années surtout, on s'est occupé de l'action des excitants chimiques sur les nerfs, et l'on est arrivé à des résultats très-dignes d'attention. M. Eckhard a montré que le chlorure de sodium en solution concentrée agit sur les muscles et sur les nerfs, mais que le même sel en dilution n'agit plus que sur les muscles. L'expérience est très-facile à répéter : je la fais devant vous, sur une Grenouille, et vous voyez que les résultats sont tout à fait conformes à ce que je viens de vous dire. Je vais de plus profiter de cette expérience pour vous rendre témoins d'un fait bien remarquable, signalé par M. Eckhard. Voici une Grenouille préparée à la manière de Galvani. Je viens de déposer une goutte d'une solution très-concentrée de sel marin sur le bout périphérique du faisceau des nerfs lombaires que je viens de couper d'un des côtés. Vous pouvez constater, comme vous l'avez fait tout à l'heure sur une

autre Grenouille, que des contractions se produisent dans le membre correspondant. Ces contractions augmentent progressivement : voilà un véritable tétanos de ce membre. J'applique les deux pointes d'une pince galvanique sur les nerfs lombaires : immédiatement le tétanos cesse; le membre tombe dans la résolution. Je relève aussitôt la pince ; voici les contractions qui renaissent ; il y a de nouveau tétanos. Je galvanise encore ; nouvelle résolution du membre. C'est là assurément un résultat bien intéressant et qui vous le paraîtra encore plus, lorsque je vous aurai dit le parti qu'on en a tiré pour l'explication d'une des expériences les plus importantes de la physiologie du système nerveux. Vous savez quels sont les effets produits sur le cœur par la galvanisation des nerfs pneumogastriques. Le cœur s'arrête aussitôt, comme l'ont montré M. Weber et M. Budge, et comme l'avait trouvé de son côté M. Cl. Bernard ; et ce qu'il faut bien noter, c'est qu'il s'arrête en diastole, dans le relâchement, dans la résolution. Eh bien ! il est clair qu'il y a là quelque chose d'analogue à ce qui se passe dans l'expérience de M. Eckhard, et comme l'a dit M. Cl. Bernard, il semblerait que l'excitation d'un nerf a pour résultat général de changer l'état du muscle correspondant, de le faire contracter lorsqu'il est en repos, et de le mettre en repos lorsqu'il est en contraction. Je vous rappelle ici l'expérience de M. Matteucci sur l'effet de la galvanisation sur un nerf qui a été soumis pendant quelque temps au courant continu inverse ; vous avez vu que s'il y a des convulsions musculaires au moment où l'on applique les électrodes sur le nerf, ces convulsions cessent immédiatement. C'est évidemment un fait du même genre que celui qui a été découvert par M. Eckhard.



Il est une matière sécrétée dans l'organisme et qui, comme l'a fait voir M. Budge, exerce sur les nerfs une influence excitante très-prononcée ; c'est la bile. L'action de la bile a été exagérée d'ailleurs au delà de toutes limites, car on a voulu faire de ce liquide, ou de ses principes constituants, une sorte d'excitant général de la vie. On a été jusqu'à vouloir y trouver la véritable cause excitatrice des mouvements du cœur. Je n'ai pas besoin de vous dire qu'il n'y a là qu'une vaine production de l'imagination. L'étude de l'action de la bile et de ses sels caractéristiques, c'est-à-dire du taurocholate et du glycocholate de soude ou de potasse, a été reprise dans ces derniers temps avec un grand soin par M. W. Kühne. Si l'on emploie la bile pure ou une solution concentrée des sels que nous venons d'indiquer, on constate que les nerfs et les muscles sont excités, lorsque les uns ou les autres sont soumis à cette action ; mais si la bile est diluée, si la solution des sels biliques est très-faible, au dessous de 2 pour 100, par exemple, elle agit encore sur les muscles, mais n'agit plus sur les nerfs.

M. Kühne, qui a fait de nombreux travaux sur le sujet qui nous occupe, a fait voir que les acides énergiques agissent comme la bile et le chlorure de sodium, c'est-à-dire que, à l'état concentré, ces acides agissent sur les muscles et les nerfs, mais que, dilués, ils n'ont plus d'action que sur les muscles. Il a fait connaître encore les effets remarquables produits par la glycérine et l'acide lactique. Je place quelques gouttes de glycérine dans une cupule et je plonge dans le liquide l'extrémité du bout périphérique du nerf sciatique d'une Grenouille : vous observez presque aussitôt de légères contractions dans les muscles du membre correspondant ; et, en regardant avec attention,

on voit, comme du reste avec l'acide lactique ou avec le sel marin, que les contractions envahissent les muscles du membre de haut en bas ; elles se montrent d'abord dans la partie antérieure de la cuisse, puis près du genou, puis dans les muscles de la jambe, et, en dernier lieu dans les muscles du pied. Ces contractions augmentent rapidement d'énergie, et vous voyez que finalement il se produit une sorte de tétanos du membre tout entier. La glycérine, sous le rapport de son action, doit donc être mise à côté du chlorure de sodium. Seulement, tandis que le sel marin en solution concentrée agit sur les nerfs et sur les muscles, la glycérine à l'état sirupeux n'agit que sur le nerf, et est sans influence sur le muscle. Étendue d'eau, elle n'agit plus que sur les muscles. Il en est tout à fait de même de l'acide lactique.

Avant d'aller plus loin, demandons-nous encore ici si l'action des excitants chimiques est différente, suivant que les nerfs qui y sont soumis sont moteurs ou sensitifs. La réponse n'est pas douteuse. L'action est certainement la même sur les uns et sur les autres. Voici le tronçon postérieur d'une Grenouille préparée à la manière de Galvani. Je coupe un des faisceaux de nerfs lombaires près de la cuisse correspondante, de façon à avoir à ma disposition un long bout central de ces nerfs. Je mets sur l'extrémité libre de ce bout central une gouttelette d'une solution concentrée de chlorure de sodium. Il n'y a rien tout d'abord, pendant quelques secondes, et l'on pourrait croire que le résultat va être nul. Mais bientôt des frémissements musculaires se montrent dans les fibres musculaires insérées sur les vertèbres que l'on a conservées, puis on voit quelques contractions dans les muscles de la cuisse du côté opposé ; la

jambe est envahie à son tour, le pied entre en mouvement en dernier lieu. Il y a même, comme vous le voyez, de grands mouvements d'ensemble du membre, mouvements de flexion, puis d'extension, qui se répètent deux ou trois fois. Ces mouvements sont quelquefois assez énergiques, si le pied rencontre un point d'appui, pour faire sauter tout le tronçon. Le membre du côté correspondant aux nerfs coupés reste tout à fait immobile, puisqu'il a perdu toutes ses communications avec la moelle épinière. Cette expérience donne exactement les mêmes résultats, si l'on emploie la glycérine au lieu de chlorure de sodium. Si l'on applique les extrémités d'une pince galvanique sur le faisceau des nerfs lombaires qui n'ont pas été coupés, alors que le membre qui leur correspond est en tétanos réflexe, on fait cesser aussitôt le spasme, les muscles sont mis en résolution ; mais les convulsions s'y remontrent, lorsqu'on interrompt le courant, pour ne cesser spontanément qu'au bout de dix, vingt secondes et plus, suivant les conditions dans lesquelles se trouvent les nerfs au moment de l'expérience. Ces nerfs ne sont pas alors épuisés, ils ne sont que fatigués, et dès que les convulsions ont ainsi cessé, si l'on applique le même courant sur les mêmes nerfs, il y a immédiatement une contraction des muscles du membre correspondant, ce qui contraste singulièrement avec les résultats qu'on obtenait un moment auparavant.

Ce que je viens de dire de l'identité d'action de la glycérine et du chlorure de sodium sur les nerfs sensitifs et sur les nerfs moteurs, je pourrais le dire des autres excitants chimiques; et, par conséquent, nous noterons bien qu'aucune différence essentielle n'est accusée, par les exci-

tants de ce genre, entre les nerfs de la sensibilité et ceux du mouvement.

Il est intéressant d'essayer l'action de ces excitants sur divers représentants de l'échelle animale, de façon à établir, sous ce rapport, une comparaison entre les Vertébrés et les Invertébrés. Je dépose une goutte de glycérine sur le dernier ganglion nerveux d'une Écrevisse, et vous pouvez voir que des mouvements se montrent presque aussitôt dans les valves de la queue dont les muscles sont animés par ce ganglion.

Sur un Escargot, je fais une tentative du même genre, en plaçant une gouttelette de glycérine sur les nerfs qui naissent du ganglion sous-œsophagien. Il ne se produit aucun effet ; et cependant les excitations galvaniques, le pincement du ganglion sous-œsophagien ou des nerfs qui en partent, déterminent des contractions dans le pied et dans diverses autres régions du corps de ce Mollusque.

Enfin, j'expérimente sur un Surmulot ; et vous voyez que je n'obtiens que de bien légères contractions, en soumettant le nerf sciatique à l'action de la glycérine.

Remarquez-bien ces résultats : ils montrent, comme du reste d'autres faits que j'aurai soin de vous signaler, qu'il y a des différences assez profondes entre les conditions organiques des nerfs dans les divers groupes d'animaux. Ce sont des caractères distinctifs qu'il faut joindre à ceux qui sont tirés de l'Histologie comparée.

Excitation par ischémie. — Il est une dernière cause excitante que je ne dois pas passer sous silence, je veux parler de l'ischémie et de l'anémie. Ainsi que je vous le

montrerai par des expériences dans la suite de ces leçons, la privation de sang produit une excitation plus ou moins vive, qui se traduit, tantôt par des phénomènes de douleur seulement, tantôt par des convulsions seules, et tantôt enfin, suivant les cas, par ces deux sortes de phénomènes réactionnels. Je ne vous parlerai en ce moment que de l'action de l'anémie locale des membres. On a eu souvent l'occasion d'observer ces effets chez l'homme, à la suite de la ligature du tronc artériel principal d'un des membres. On a pu les observer aussi dans les cas d'oblitération des artères par thrombose ou par embolie. On sait que, dans ces conditions, il survient un refroidissement très-marqué ; les mouvements sont bientôt abolis, et, le plus souvent, les signes de la plus vive douleur ne tardent pas à se manifester. Cette douleur est évidemment le résultat d'une excitation des fibres nerveuses sensitives. D'ordinaire il ne se produit pas de spasmes musculaires dans ces circonstances, tandis que la douleur peut être extrêmement vive, et durer plusieurs heures ou même plusieurs jours, lorsqu'il n'y a qu'ischémie. Il semble y avoir là une différence à noter entre les nerfs sensitifs et les nerfs moteurs. Mais il faut bien remarquer en premier lieu que l'influence de l'anémie porte probablement d'une façon spéciale sur les organes terminaux des nerfs sensitifs, et beaucoup moins sur les fibres nerveuses sensitives elles-mêmes. En second lieu, il faut tenir compte des conditions d'activité, qui ne sont pas les mêmes pour les deux sortes de nerfs, dans un membre frappé d'anémie par arrêt de la circulation. En effet, comme nous le verrons tout à l'heure, les nerfs sont doués, à un bien plus haut degré que les muscles, d'une grande résistance aux diverses causes d'altération qui

peuvent modifier les tissus. Or, l'interruption du cours du sang dans un membre détermine nécessairement des altérations d'ordre chimique dans tous les liquides interstitiels. Les muscles, sous l'influence de ces altérations, perdent au bout de peu de temps leurs propriétés physiologiques, tandis que les nerfs conservent encore les leurs pendant un temps variable, suivant que l'arrêt de la circulation est plus ou moins complet. Mais les fibres nerveuses motrices et les fibres nerveuses sensitives sont alors, comme je l'ai dit, dans des conditions bien différentes, les muscles privés de leurs propriétés physiologiques ne répondant plus aux sollicitations de l'influx nerveux. Les nerfs transmettent encore leur excitation motrice, mais les muscles ne se contractent pas. Il n'en est pas de même du réactif de la sensibilité. Les centres ne sont point envahis par l'altération, ils continuent à recevoir le sang qui entretient leurs aptitudes physiologiques ; aussi, les effets de l'excitation des fibres nerveuses sensitives peuvent-ils se manifester encore, et ils se traduisent par de la douleur.

D'ailleurs, nous devons ajouter qu'il ne faudrait pas admettre, comme un fait constant, que toutes les manifestations de l'excitation des nerfs, sous l'influence du défaut de sang, se bornent dans les membres à des phénomènes de douleur. Il y a parfois, dans une première période, des crampes musculaires plus ou moins accusées, et ces crampes ne sont peut-être pas uniquement dues à des spasmes réflexes des muscles ; elles dépendent vraisemblablement en partie de l'excitation des fibres nerveuses motrices, sur place.

Comment expliquerons-nous cette excitation des nerfs, et, par suite, ces douleurs intolérables produites par l'arrêt

de la circulation? On est jusqu'à présent réduit à des hypothèses. M. Brown-Séquard les attribue à une accumulation d'acide carbonique dans le sang ; mais cette manière de voir est loin d'avoir été adoptée par tous les physiologistes. Il me paraît certain, d'après l'ensemble des circonstances, que l'excitation dérive de la privation du sang oxygéné plutôt que de l'influence du sang chargé d'acide carbonique. Mais quel est le mécanisme de l'excitation? J'avoue que je ne m'en fais, pour le moment, aucune idée nette. Il vaut mieux laisser un fait sans explication que de se contenter d'hypothèses dont on reconnait l'insuffisance.

Telles sont les considérations que je voulais vous présenter sur les divers excitants auxquels peuvent être soumis les nerfs. Nous avons vu que ces excitants agissent de la même façon sur les nerfs de fonctions différentes, et la thèse que je veux développer devant vous sur l'identité des propriétés physiologiques des nerfs trouve donc ici un premier ordre d'arguments en sa faveur. Mais je dirai très-franchement que cet argument n'a pas pour moi une très-grande valeur, et que je ne me serais pas senti fortement ébranlé dans ma conviction, si les résultats eussent été tout autres. En effet, je n'attache qu'une médiocre importance à l'action de ces excitants expérimentaux. Il est trop évident que cette action est bien différente de celle de l'excitant physiologique des nerfs, c'est-à-dire de l'influx nerveux central. Ce qui le prouve d'une façon péremptoire, c'est que, dans la substance grise des centres, comme nous le verrons plus tard, les fibres nerveuses, bien qu'elles soient en ce point la continuation

directe des fibres des troncs nerveux, ne peuvent jamais être mises en jeu par les excitants expérimentaux; tandis que l'agent normal, c'est-à-dire l'influx de la substance grise en activité, exerce sur elles l'action nécessaire pour les mettre en jeu. Même hors des centres, les fibres nerveuses montrent des degrés très-variables d'excitabilité expérimentale, comme l'ont fait voir MM. Brown-Séquard et Budge. Ce dernier a constaté en divers points des nerfs une absence relative de motricité, et il a appelé ces points des *nœuds*. On a reconnu, de plus, que les nerfs sciatiques, par exemple, ont leur maximum d'excitabilité motrice vers leur extrémité centrale. Valleix avait prouvé, de son côté, que les nerfs sensitifs ont leur maximum de sensibilité au niveau de leur sortie des canaux osseux ou des aponévroses, tandis qu'ils peuvent paraître entièrement insensibles quelques lignes plus bas.

Une autre considération qui montre aussi combien il est difficile d'attribuer une signification très-précise aux résultats des recherches que l'on fait à l'aide d'excitants expérimentaux, c'est que l'excitabilité des nerfs est extrêmement variable, dès que les conditions ne sont plus absolument normales, et que c'est dans des circonstances de ce genre que les expériences sont nécessairement instituées. La simple mise à nu d'un nerf modifie son excitabilité. Cette excitabilité augmente d'une façon notable, lorsque le nerf est séparé des centres nerveux par une section, comme l'ont fait voir M. Herman Munk et M. E. Faivre. Ce dernier surtout a donné sur ces modifications des détails très-intéressants.

Il est encore un point de vue que je dois signaler. Lors-

que l'on cherche quelle est la signification réelle de l'excitabilité normale des nerfs, on voit qu'au fond elle diffère peut-être très-peu de l'excitabilité de tous les autres tissus, de tous les éléments anatomiques. Elle tire sa spécialité apparente de la constitution des appareils qui la mettent en jeu, des organes dont elle provoque l'activité, et surtout de la conductibilité exquise des fibres nerveuses.

Je terminerai cette leçon en vous disant quelques mots encore de la résistance qu'opposent les nerfs à toutes les causes d'altération qui tendent à les attaquer. Comme je vous l'ai indiqué, elle est bien plus grande que celle des autres tissus de l'organisme ; et nous pouvons le prouver expérimentalement. Si l'on expose à l'air un nerf séparé des centres nerveux, mais encore en contact avec les muscles qu'il anime, on voit d'abord, ainsi que l'a indiqué M. Harless, le membre agité par des crampes ; puis le nerf se dessèche et s'altère. A ce moment, il est privé de ses propriétés, les excitants n'ont aucun effet sur lui, il semble mort à tout jamais. Et cependant, si l'on vient à l'imbiber, toutes ses propriétés éteintes reparaissent. Semblable à ces infusoires dont l'histoire est si connue, que la dessiccation plonge pendant un temps indéterminé dans un état de mort apparente, et qui reviennent peu à peu à la vie dès qu'une goutte d'eau vient les humecter, le nerf ressuscite, pour ainsi dire, sous l'influence de l'imbibition.

Nous vous avons parlé des effets remarquables déterminés par l'action de la glycérine : mais lorsque le nerf reste en contact avec cette substance, il finit par se modifier ; il n'est plus alors excitable par les agents expérimentaux. Or, à ce moment, si on ne prolonge pas trop longtemps le con-

tact, il n'a pas encore subi la mort physiologique définitive, car il suffit, pour lui rendre son excitabilité, de le plonger dans l'eau pendant quelque temps. Nous avons fait bien souvent cette expérience, et nous pouvons vous garantir l'exactitude de ce résultat. M. Kölliker a procédé autrement. Il plonge un nerf dans l'eau pendant deux heures environ; il constate (ce qu'avait déjà indiqué Fontana) que le nerf a perdu son excitabilité. Il place alors ce nerf dans une solution de phosphate de soude ou de chlorure de sodium, dans les proportions de 3 parties de sel pour 100 parties d'eau, et le nerf recouvre ses propriétés. Cet expérimentateur a fait beaucoup d'expériences de ce genre. Je ne puis toutes les rapporter. Je vous en signalerai encore une : il a montré qu'un nerf, qui avait perdu ses propriétés par le contact d'une solution aqueuse de phosphate de soude dans les proportions de 3 pour 100, les recouvre, si on le plonge dans une autre solution contenant six parties de plus du même sel.

La pathologie constate souvent cette résistance des nerfs à l'altération. Alors que la gangrène a frappé de mort tous les tissus, alors que les régions sont envahies par des collections purulentes, le microscope révèle, au milieu de ces clapiers et parmi ces parties désorganisées par la maladie, la persistance des fibres nerveuses. Elles peuvent même conserver dans ces conditions leur excitabilité pendant un certain temps.

Ces notions relatives à la résistance vitale des nerfs sont d'un grand intérêt, car elles expliquent de la façon la plus satisfaisante la survie physiologique des nerfs, dans des cas où des régions entières du corps sont exposées à l'action de certains composés chimiques. C'est ainsi que plusieurs

sels métalliques, le sulfate de mercure, le sulfate de cuivre, le sulfocyanure de potassium, par exemple, détruisent sur place l'irritabilité des muscles avec lesquels ils entrent en contact direct, et laissent subsister pendant quelque temps l'excitabilité des nerfs dans les régions ainsi atteintes.

CINQUIÈME LEÇON.

16 juin 1864.

PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES QUI SE PASSENT DANS LES NERFS.

Historique. — Force électromotrice. — État électro-tonique. — Variation négative. — Vitesse de propagation des excitations dans les nerfs.

Parmi les traits les plus importants de l'histoire physiologique des nerfs se placent au premier rang les phénomènes électriques que l'on observe dans ces organes, ou que l'on peut y faire naître dans certaines conditions. Nous ne pouvons nous dispenser de dire quelques mots de ces phénomènes, car nous devons rechercher s'ils peuvent nous fournir quelques caractères propres à distinguer les fibres nerveuses motrices des fibres nerveuses sensitives ou autres. Cette étude nous permettra aussi de voir si l'on est autorisé à identifier dès à présent, comme le font quelques auteurs, les actions nerveuses et les actions électriques. Je n'ai pas d'ailleurs l'intention de faire une revue de tous les travaux relatifs à ces phénomènes. Je ne veux pas perdre de vue le but de nos investigations, et nous devons

par conséquent laisser en grande partie de côté tout ce qui ne peut point nous conduire plus ou moins directement à ce but, c'est-à-dire au parallèle physiologique entre les diverses fibres nerveuses.

Dès l'époque des premières découvertes dans le domaine de l'électricité dynamique, on voit naître l'idée d'une assimilation entre les manifestations de l'influx nerveux et les actions électriques. Ainsi Galvani tend déjà à identifier ces deux sortes de phénomènes, sans toutefois fournir des preuves bien sérieuses à l'appui de sa manière de voir. Cette doctrine a compté depuis et compte encore de nombreux partisans. Les travaux afférents à cette question peuvent se diviser en deux périodes. Dans l'une, nous trouvons un assez grand nombre de résultats contradictoires ; et, si tout s'était borné là, assurément nous n'aurions qu'à formuler, avec M. Longet, une conclusion négative. Mais dans une seconde période, période récente, grâce à de remarquables perfectionnements de la méthode expérimentale, on est arrivé à découvrir des relations inattendues entre les phénomènes électriques et les phénomènes physiologiques qui se passent dans les cordons nerveux. J'ai à peine besoin de vous rappeler que cette seconde période, préparée par les recherches de M. Matteucci, a été véritablement inaugurée par M. du Bois-Reymond.

Mais voyons rapidement d'abord les tentatives faites dans la première période. Nous emprunterons cet historique, en le résumant, au remarquable traité de physiologie de M. Longet. Les premières recherches attentives sont dues à MM. Prévost et Dumas (1). Ils expérimentèrent avec le

(1) Mémoire sur les phénomènes qui accompagnent la contraction de la fibre musculaire (*Journal de physiologie expérimentale*, 1823, t. III, p. 328).

galvanomètre sur les nerfs pneumogastriques d'un animal sain et sur les plexus sciatiques d'un autre animal qui était sous le coup de convulsions tétaniques : ils n'obtinrent aucun résultat. Il en fut de même lorsqu'ils appliquaient les pôles sur diverses parties de la moelle ou du cerveau. Person (1) mettait les pôles d'un galvanomètre en communication avec les parties antérieures et postérieures de la moelle, ou bien il introduisait les fils conducteurs dans l'épaisseur des nerfs, sur des chiens et des lapins : le résultat fut toujours négatif. David (2), au contraire, aurait observé une déviation en opérant sur le nerf sciatique d'un lapin ; il aurait fait dévier ainsi d'une manière sensible l'aiguille du multiplicateur de Schweiger : mais M. Longet fait remarquer combien est douteux, vu le récit du fait, le résultat indiqué par David. Beraudi (3) nous apprend qu'après avoir enfoncé trois aiguilles de métal dans le nerf sciatique d'un lapin et les avoir retirées après un quart d'heure, il constata avec une grande surprise que chacune d'elles avait acquis la propriété d'attirer la limaille de fer. Elles étaient aimantées. Prévost, de Genève, aurait vu quelque chose d'analogue en plongeant une aiguille dans la cuisse d'une grenouille ; elle se serait aimantée lorsqu'on irritait les muscles, mais seulement pendant le temps de cette irritation.

A côté de ces résultats plus ou moins contradictoires, je

(1) Sur l'hypothèse des courants électriques dans les nerfs. (*Journal de physiologie expérimentale*, 1830, t. X, p. 216.)

(2) De l'identité du fluide nerveux et du fluide électrique, 1830. (*Thèse inaugurale*, n° 196.)

(3) *Archives générales de médecine*, 1829, t. XX, p. 423 et suiv.

veux encore vous citer l'expérience de Wilson Philip (1). Après avoir coupé les nerfs pneumogastriques sur un animal, il observait un des effets ordinaires de cette section, à savoir, l'abolition des phénomènes de la digestion. Il rapporte qu'ayant soumis alors les bouts périphériques des nerfs coupés à l'électrisation, il arriva à faire digérer des aliments. Mais assurément on ne saurait trouver là un argument solide à l'appui de l'opinion qui veut identifier les phénomènes nerveux et les phénomènes électriques, et l'électricité n'avait agi dans ce cas que comme excitant de la neurilité des nerfs vagues. Cette expérience a été répétée par MM. Breschet et Milne Edwards et par Brachet, et ces auteurs ont bien fait voir qu'il en est ainsi, car ils ont obtenu le même résultat que Wilson Philip en remplaçant l'excitation électrique par l'excitation mécanique. Par conséquent nous ne voyons pas encore jusqu'ici que l'hypothèse de Galvani trouve un appui réel dans ces diverses tentatives. Et, il faut le dire, les recherches très-précises de MM. Longet et Matteucci (2) avaient semblé donner une solution définitivement négative à cette question si importante de physiologie générale.

MM. Longet et Matteucci se servirent pour leurs expériences d'un galvanomètre dont le fil décrivait deux mille cinq-cents tours. M. Longet nous apprend (3) dans quelles conditions ils ont opéré. Ils ont mis à nu le nerf

(1) *On experim. inq. into the laws of the vit. funct.* London, 1818.

(2) Mémoire sur la relation qui existe entre le sens du courant électrique et les contractions musculaires dues à ce courant. (*Ann. méd.-psychol.*, nov. 1844, et *Ann. de chimie et de physique*, même année.)

(3) Longet, *Traité de physiologie*, 2e édit. Paris, 1861, t. II, p. 205 et suiv.

sciatique d'un cheval vivant ; et, après l'avoir soigneusement isolé des parties voisines dans une longueur de 20 à 30 centimètres, après l'avoir essuyé avec soin, et laissé en communication avec l'axe cérébro-spinal, on mit les lames du galvanomètre en contact d'abord avec la surface du nerf, puis avec différents point de l'intérieur de ce même nerf dépouillé de son névrilème. On n'observa pas de déviation de l'aiguille, ou, s'il survenait un écartement, il était de quelques degrés seulement et l'aiguille revenait toujours au zéro. Ainsi il semblait bien démontré que les nerfs ne sont parcourus par aucun courant électrique, et ce résultat négatif ayant été obtenu alors que le nerf sciatique était excité secondairement par suite des douleurs que l'on provoquait chez l'animal pendant l'expérience, et alors que, par conséquent, il transmettait aux muscles la réaction motrice déterminée par ces douleurs, on pouvait croire que la démonstration était aussi rigoureuse que possible.

Mais il faut remarquer que les conditions de l'expérience, quelque bien calculées qu'elles pussent paraître alors, étaient ou bien insuffisantes, ou bien même de nature à conduire à des résultats erronés. En effet, le galvanomètre dont ces physiologistes avaient fait usage était probablement trop peu sensible. D'autre part, les deux électrodes étaient mis en contact soit avec la surface du nerf, soit avec son intérieur, et par conséquent, ainsi que nous allons le voir, ils n'étaient pas placés de façon à recueillir le courant propre des nerfs. Enfin, on déterminait une excitation du nerf au moment même de l'application des électrodes, et, comme nous le verrons aussi, quand même on eût été dans les conditions favorables à la constatation de ce courant

propre, l'affaiblissement qu'il éprouve au moment de la mise en activité du nerf l'aurait rendu bien difficile à reconnaître.

Toutefois, au moment où furent faites les expériences de MM. Longet et Matteucci, les éléments de la critique que nous venons de faire n'étaient pas encore connus, et il était même difficile de prévoir que des expériences nouvelles viendraient remettre le problème tout à fait en question, et apporter à l'opinion combattue par MM. Longet et Matteucci un appui d'une force incontestable.

Ce revirement si remarquable est dû tout entier à une série de travaux des plus importants publiés par M. du Bois-Reymond, et continués par plusieurs de ses élèves: ces travaux ont fait une telle impression sur les esprits, que beaucoup de physiologistes, surtout en Allemagne, admettent aujourd'hui l'identité de l'action nerveuse et des actions électriques. Avant de dire quelle est notre manière de voir à cet égard, examinons d'une façon succincte quels sont les faits fondamentaux découverts par le célèbre physiologiste de Berlin. M. du Bois-Reymond (1), se mettant à l'abri des diverses causes d'erreur qui auraient pu altérer les résultats obtenus, a démontré dans les nerfs l'existence de courants analogues à ceux que M. Matteuci a signalés dans les muscles. Il se sert d'un galvanomètre très-sensible, dont le fil de cuivre n'a qu'un dixième de millimètre de section et fait vingt-quatre mille tours. Je ne puis pas entrer dans d'autres détails relativement à l'appareil à l'aide duquel il établit le rapport entre les électrodes et les nerfs. Mais je

(1) *Untersuchungen über thierische Elektricität*. Berlin, 1848-49.

dois dire qu'au lieu d'opérer comme M. Longet sur un nerf intact, il excise un segment de nerf et que c'est ce tronçon nerveux qu'il met en expérience. Il est bien entendu d'ailleurs qu'il s'est assuré que le résultat est le même, lorsque le nerf est encore en relation avec le centre ou la périphérie. Il met alors un des électrodes en rapport avec la surface produite par la section, et l'autre plaque avec la surface naturelle. Il observe un courant qui se dirige de la surface naturelle vers la surface de section. C'est là le courant normal des nerfs, courant que, par suite de ses idées sur le fonctionnement des nerfs, M. du Bois-Reymond a appelé pouvoir *électromoteur* ou *force électromotrice.*

Ce courant a été constaté par M. du Bois-Reymond non-seulement dans les nerfs rachidiens, mais encore dans les nerfs de sensations spéciales, comme le nerf optique ; il existe aussi dans la moelle épinière. Il peut être reconnu chez les Mammifères, chez l'Homme lui-même, et chez les Oiseaux, les Reptiles et les Poissons. Mais il y a un fait qui nous intéresse tout particulièrement, c'est que ce courant paraît identique dans les nerfs mixtes, dans les racines antérieures et dans les racines postérieures des nerfs rachidiens.

Mais la force électromotrice n'est pas le seul phénomène remarquable que nous ait fait connaître M. du Bois-Reymond. Il y a un phénomène bien plus important encore et qui se manifeste dans les nerfs, au moment où l'on fait passer un courant par une partie de leur longueur. On isole et l'on enlève sur une grenouille ou sur un lapin un long cordon nerveux ; on met en contact deux points de la surface de ce cordon avec les extrémités d'un galvanomètre,

l'aiguille reste au zéro. Si l'on fait passer un courant voltaïque continu dans la portion du nerf libre, au-dessus ou au-dessous du circuit fermé par le galvanomètre, on observe une déviation énergique de l'aiguille, qui indique ainsi qu'il se produit un courant dans toute la longueur du nerf tant que le courant voltaïque agit. De plus, on constate que la direction de ce courant ainsi provoqué est la même que celle du courant de la pile qui sert à l'engendrer. Ce phénomène paraît dû à une propriété que posséderait le tissu nerveux à l'exclusion de tout autre tissu. M. du Bois-Reymond considère, par conséquent, cette propriété comme une force particulière, et la nomme *force électro-tonique*. Tous les physiologistes n'ont pas admis sans discussion ces résultats. M. Matteucci avait d'abord objecté que lorsque l'on remplace le nerf par une mèche de coton imbibée d'un liquide conducteur, on obtient le même effet. Mais il faut que le courant soit très-puissant et que les rhéophores soient appliqués à une très-faible distance des fils du galvanomètre. Cette objection a été réfutée par M. du Bois-Reymond, et M. Matteucci s'est rangé depuis à son opinion. Les autres objections paraissent sans valeur, et l'on doit admettre que le pouvoir électro-tonique ne peut jusqu'ici s'expliquer par des faits analogues se passant dans les corps inanimés, et par conséquent on peut provisoirement considérer, avec M. du Bois-Reymond, ce pouvoir comme une propriété caractéristique des nerfs vivants. En effet, dès que le nerf a perdu les dernières traces de sa vitalité, la force électro-tonique disparaît sans retour, et elle paraît diminuer d'intensité au fur et à mesure que la vitalité du nerf s'affaiblit.

Il convient de faire ici deux remarques. La première,

c'est que l'état électro-tonique se manifeste dans toute la longueur du nerf soumis à l'expérience, aussi bien au-dessus qu'au-dessous des points sur lesquels sont appliqués les électrodes provocateurs. Le courant engendré se propage donc en même temps dans le sens centripète et dans le sens centrifuge; c'est là une donnée dont nous aurons à faire usage plus tard. La seconde remarque, et bien importante aussi, c'est que les phénomènes se passent tout à fait de la même façon, qu'il s'agisse d'un nerf mixte, d'un nerf sensitif ou d'un nerf moteur.

Du reste, cette force électro-tonique peut présenter des variations suivant les conditions de l'expérience. Elle diminue, comme je l'ai mentionné, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du moment où le nerf a été préparé. On peut empêcher cette force de se manifester, en faisant une forte ligature entre les parties comprises dans le courant de la pile et celles qui sont en rapport avec les extrémités du galvanomètre. Si, au lieu d'appliquer une ligature, on coupe le nerf, et si l'on met les deux surfaces de cette section bien en contact, on observe encore une déviation de l'aiguille pendant que le courant passe dans la portion du nerf séparée par la section des points où sont appliqués les fils du galvanomètre ; mais la déviation est moins intense que si le nerf était intact. Un pareil résultat est évidemment bien différent de ce qu'on observe lorsqu'il s'agit de la propagation des actions nerveuses.

M. du Bois-Reymond, poursuivant ses recherches, a découvert encore un autre fait extrêmement important. Pour mettre ce fait en évidence, il faut changer quelque peu les conditions de l'expérience. Au lieu d'employer un courant continu, on soumet le nerf à un courant intermittent,

et le nerf est disposé de façon à indiquer au galvanomètre sa force électro-motrice. Lorsqu'on fait passer alors dans le nerf un courant rapidement interrompu, de manière à y produire une excitation durable, l'aiguille, que le courant nerveux propre avait déviée, rétrograde vers le zéro. C'est cet affaiblissement du courant propre du nerf que M. du Bois-Reymond désigne sous le nom de *variation négative*. Or, il faut bien noter que les excitations thermiques, mécaniques ou chimiques produisent à un faible degré la variation négative (1). M. du Bois-Reymond l'a même vue se manifester dans les nerfs d'animaux soumis à l'influence de la strychnine, pendant les accès tétaniques. De plus, enfin, ce phénomène se manifeste dans les fibres sensitives aussi bien que dans les fibres motrices, dans le sens centripète en même temps que dans le sens centrifuge.

Tels sont, réduits à leur plus simple expression, les faits les plus fondamentaux parmi ceux dont nous devons la connaissance à M. du Bois-Reymond. Quelle est leur véritable valeur? Faut-il croire qu'ils donnent réellement la solution du problème concernant la nature de l'action ner-

(1) Dans certaines conditions, lorsque, par exemple, le nerf a été soumis à de violentes excitations mécaniques, chimiques, ou même émanant des centres nerveux, le courant propre du nerf, au lieu de se faire de la surface du nerf vers l'intérieur, se produit dans le sens inverse, comme le montre la déviation de l'aiguille du galvanomètre. On remarque alors que la variation déterminée par un courant intermittent ne se modifie pas parallèlement ; elle conserve sa direction primitive, et elle devient par conséquent *positive*, pour ainsi dire, au lieu d'être négative ; en un mot, elle augmente la déviation de l'aiguille, au lieu de la diminuer, comme lorsque cette déviation se faisait dans l'autre sens.

veuse? Il faut bien remarquer d'abord que ces différents faits n'ont pas tous, avec l'état normal des nerfs, une relation aussi absolue que le croient M. du Bois-Reymond et les partisans de sa doctrine.

Ainsi, MM. Schiff et Valentin ont montré que le courant propre du nerf se manifeste encore dans un nerf qui vient d'être écrasé à coups de marteau : il est affaibli, il est vrai, mais encore bien net. Ce courant se montrerait encore dans le bout périphérique d'un nerf coupé transversalement ou soumis à une résection quelques semaines auparavant. Or, dans ces conditions, dans les dernières surtout, les fibres nerveuses ont subi une altération profonde qui les rendent absolument incapables de remplir leurs fonctions : puisque la force électro-motrice persiste, bien que la matière médullaire des fibres, et probablement le filament axile, soient altérés, c'est qu'elle a pour siége les gaînes des fibres nerveuses et le névrilème, c'est-à-dire les parties évidemment inactives de ces fibres, et par conséquent c'est qu'elle n'est pas en relation avec l'activité nerveuse elle-même ; qu'elle n'est pas, comme paraît l'admettre M. du Bois-Reymond, l'origine essentielle des fonctions et des propriétés physiologiques des fibres nerveuses.

D'autre part, la variation négative se montre encore dans des nerfs qui ont perdu la faculté de provoquer des contractions musculaires, ce qui se voit par exemple chez les animaux hibernants. Elle semblerait, d'après MM. Schiff et Valentin, appartenir à la matière médullaire des fibres nerveuses, et subirait des variations qui correspondraient aux modifications de cette partie constituante des fibres.

Quant à la force électro-tonique, elle paraît liée incon-

testablement, ainsi que nous l'avons dit, à l'état normal des nerfs.

Je sais bien que la manière de voir de MM. Schiff et Valentin a été combattue. M. Otto Funke refuse d'accorder une valeur réelle à leurs expériences. Pour lui, le fait de la survie du courant propre dans des nerfs séparés des centres nerveux et offrant l'altération ordinaire qui se produit dans ces conditions, ne prouverait pas que le courant propre n'appartient qu'au névrilème et aux gaînes de Schwann, puisque le *cylinder axis* persiste au milieu des fibres nerveuses altérées. Mais il serait tout à fait inexact de se représenter le filament axile comme restant alors absolument intact. Il subit certainement aussi des altérations plus ou moins grandes, quoique peu appréciables par l'examen microscopique; il perd vraisemblablement ses propriétés physiologiques, et, par conséquent, l'argument de MM. Schiff et Valentin me paraît conserver toute sa force.

Ainsi, en résumé, l'état électro-tonique et la variation négative n'appartiennent qu'au nerf doué encore de ses propriétés physiologiques, tandis qu'il n'en est pas de même pour la force électro-motrice.

Il serait très-intéressant de rechercher si ces phénomènes se produisent sur tous les animaux. Il serait de même bien désirable que l'on pût déterminer exactement s'ils se manifestent d'une façon semblable dans les divers points de la longueur des nerfs, et si, par exemple, ils conservent toute leur intensité, dans ces régions des fibres nerveuses qui ne sont plus excitables par les agents expérimentaux, c'est-à-dire dans leur trajet au travers de la substance grise des centres nerveux. Là,

en effet, ces fibres nerveuses fonctionnent encore probablement de la même manière que durant leur trajet dans les diverses parties du corps, et si les phénomènes découverts par M. du Bois-Reymond sont en corrélation étroite, radicale, avec l'action nerveuse, ils devraient se montrer tout aussi bien dans un cas que dans l'autre. Mais quand même on arriverait ainsi aux résultats les plus favorables à l'hypothèse des électro-nervistes, on serait encore loin d'avoir dissipé tous les doutes qui obscurcissent encore cette question de l'identification des phénomènes galvaniques avec les phénomènes nerveux. Je vous ai déjà montré que lorsque l'on coupe un nerf, le mouvement et le sentiment sont immédiatement paralysés dans le membre où se distribue ce nerf : que l'on rapproche alors les deux extrémités, qu'on les mette en contact, aussi exactement que possible, on ne fait reparaître ni la motilité ni la sensibilité, et les excitations artificielles de l'un des bouts ne se communiqueront plus à l'autre. Or, souvenez-vous de ce que je viens de vous dire pour l'état électro-tonique : nous avons vu que la section d'un cordon nerveux, à condition que les deux bouts soient mis en contact, n'empêche pas l'état électro-tonique de se propager dans toute la longueur du cordon. N'y a-t-il pas là une différence bien marquée entre les phénomènes électriques des nerfs et les phénomènes physiologiques qui se manifestent dans ces organes?

Il existe une autre différence entre les courants galvaniques et les actions nerveuses, différence relative à la vitesse de leur propagation. Sur ce point, les premières recherches positives sont dues à M. Helmholtz (1), l'inven-

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. XXX, p. 204, et t. XXXIII, p. 262.

teur de l'ophthalmoscope. Sans entrer dans tous les détails d'appareils et d'expériences qu'imagina cet auteur, je veux vous dire en quelques mots quels furent les résultats qu'il obtint et quel fut sa manière de procéder. Il isole un nerf, mais le laisse encore fixé au muscle auquel il se distribue. Il fait passer une décharge électrique instantanée au travers d'un muscle, puis il note l'intervalle de temps qui s'écoule entre le passage du courant et le commencement de la contraction musculaire, soit un centième de seconde. De ce moment jusqu'à la contraction maximum, il s'écoule huit centièmes de seconde. Enfin, le muscle met trois centièmes de seconde, après que l'excitation galvanique a cessé, à revenir à son état normal. Si on applique les électrodes sur un point du nerf, destiné à ce muscle, et dans le voisinage du muscle, la période du temps perdu qui précède le commencement de la contraction musculaire reste à peu près la même. Si on éloigne de plus en plus du muscle les électrodes, les diverses périodes, sauf la première, c'est-à-dire celle du temps perdu, restent sensiblement constantes. Mais cette première période augmente progressivement. Or, cette augmentation correspond très-certainement à l'accroissement du temps nécessaire pour la transmission de l'excitation par le nerf, et l'on conçoit qu'on puisse arriver ainsi à déterminer la rapidité de la propagation de l'influx nerveux. M. Helmholtz a pu de cette façon évaluer la vitesse de propagation des courants nerveux à 26 mètres par seconde dans les nerfs de la grenouille. Cette vitesse peut subir des variations sous l'influence de la température ambiante ; ainsi elle peut être réduite à 15 mètres chez la grenouille si l'on abaisse la température extérieure jusqu'à zéro. Même en ne donnant à ces résultats

qu'un caractère d'approximation, nous sommes bien éloignés de la vitesse de propagation de l'étincelle électrique, vitesse, que, vous le savez, Wheasstone a évaluée à cent quinze mille lieues par seconde. Peu importe au point de vue qui nous occupe, et en face d'une semblable différence, que le résultat de M. Helmholtz ne représente pas peut-être d'une façon absolument exacte, la rapidité véritable du transport des irritations dans les nerfs; ce résultat suffit à constituer un caractère distinctif important entre les actions électriques et les actions nerveuses. Ajoutons, à titre de renseignement intéressant, que la propagation de l'influx nerveux ne paraît pas avoir une vitesse uniforme dans toute la longueur du nerf, d'après M. Hermann Munk. Soit C un muscle; B, un point du nerf qui se rend à ce muscle, point pris à une certaine distance du muscle; soit enfin A un autre point du nerf situé à une distance AC double de BC, la transmission de l'irritation dans la longueur AC exigera un temps plus que double de celui que mettra l'irritation à parcourir la longueur BC.

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de l'étude sommaire que nous venons de faire des phénomènes électriques qui se montrent dans les nerfs ?

D'abord, je tiens à vous rappeler que les différents phénomènes qui se manifestent dans les nerfs, le courant propre, l'état électro-tonique, la variation négative, se montrent avec les mêmes caractères dans les fibres nerveuses motrices et dans les fibres nerveuses sensitives.

En second lieu, admettrons-nous, comme un bon nombre de physiologistes, qu'il n'y a aucune différence essentielle entre les phénomènes électriques des nerfs et les manifes-

tations de l'activité de ces organes, que ce sont en définitive les mêmes phénomènes? Il me semble que ce serait aller trop loin et que l'on n'est pas autorisé à proclamer dès à présent une telle identité. Je vous ai déjà indiqué certaines différences entre les conditions de production des actions nerveuses et des actions électriques dans les cordons nerveux. Mais quand même nous n'aurions aucune objection à présenter, nous devons attendre une démonstration plus complète pour nous laisser entraîner. Qui nous dit que tous ces phénomènes électriques ne sont pas de simples manifestations parallèles aux phénomènes nerveux véritables, manifestations provoquées par le travail nutritif et par les changements moléculaires qui accompagnent forcément la mise en jeu de l'activité des fibres nerveuses?

Bien qu'il ne faille pas toujours avoir recours à des causes absolument différentes pour expliquer des effets qui ne sont pas identiques, cependant il faut craindre de tomber dans le défaut contraire, et rien n'empêche d'admettre des forces physiques spéciales dans le monde organique où la composition chimique particulière, l'organisation des éléments et la mutation continuelle de la matière créent des conditions tout à fait à part. D'ailleurs on n'admet ces causes spéciales que provisoirement, jusqu'à ce qu'il soit démontré qu'elles ne sont que des cas particuliers de causes plus générales déjà connues. Sachons donc attendre les décisions de l'avenir.

SIXIÈME LEÇON.

18 juin 1864.

RACINES DES NERFS.

Fonctions des racines des nerfs. — Notions antérieures au XIX[e] siècle. — Alexandre Walker. — Ch. Bell. — Magendie.

Après avoir étudié les propriétés des nerfs considérés en eux-mêmes, indépendamment de leur mode d'origine et de leur mode de terminaison, il nous faut maintenant aborder l'étude de ces deux points de l'histoire des nerfs. Nous commencerons par le mode d'origine apparente.

Je vous rappelle que les nerfs constituent des paires symétriques, et sont divisés en nerfs crâniens et nerfs rachidiens. Les premiers naissent directement de l'encéphale et sortent par les trous du crâne; les seconds naissent de la moelle épinière. On sait depuis longtemps que l'origine des nerfs rachidiens a lieu par deux racines qui ont reçu le nom de racine antérieure et racine postérieure, parce

que l'on a pris l'homme comme type. Ces racines sont formées chacune par plusieurs filaments qui se rapprochent les uns des autres à mesure qu'ils s'éloignent de la moelle épinière, et forment deux cordons, l'un pour la racine antérieure, l'autre pour la racine postérieure, cordons qui se réunissent, entremêlent leurs fibres, et constituent ainsi un nerf mixte. Un peu avant le point de coalescence des deux racines, l'une d'elles, la postérieure, traverse un ganglion nerveux, le ganglion spinal, et présente dans l'intérieur de ce ganglion une disposition particulière dont nous aurons à parler plus tard. Ces notions avaient également été, pour la plupart, indiquées déjà avant notre siècle ; mais, même au point de vue anatomique, on n'a étudié avec soin les racines des nerfs que depuis les découvertes physiologiques qui ont déterminé leurs fonctions.

Depuis que l'on observe des maladies, on avait remarqué que la paralysie du mouvement peut se rencontrer dans une région plus ou moins étendue du corps, dans une moitié latérale par exemple, et que cependant la sensibilité peut rester intacte dans cette région : on avait observé aussi que la sensibilité peut être abolie dans une partie, dans un membre par exemple, alors que les mouvements y sont encore plus ou moins libres. On avait même sans doute constaté qu'il est rare de rencontrer simultanément la paralysie du mouvement et celle du sentiment dans une même partie du corps. Il n'est donc pas étonnant que l'on ait depuis longtemps imaginé des hypothèses pour expliquer ces faits.

Érasistrate admettait l'existence de deux sortes de nerfs, les uns destinés à la sensibilité, les autres au mouvement.

Ceux-là tirent, suivant lui, leur origine des méninges ou enveloppes de l'encéphale; ceux-ci, du cerveau ou du cervelet. Galien étudia aussi cette question. Pour lui, il y a trois sortes de nerfs, lesquels différeraient, non-seulement par leur lieu d'origine et leurs fonctions, mais encore par leur consistance : les uns, nerfs durs, destinés au mouvement, naîtraient de la moelle; les autres, nerfs mous, destinés à la sensibilité, viendraient du cerveau; enfin, il y aurait des nerfs de consistance moyenne, émanant des parties du cerveau qui sont les plus rapprochées de la moelle. Ces vues sur la physiologie des nerfs, quelque imparfaites qu'elles fussent, auraient pu conduire Galien lui-même ou quelqu'un de ses successeurs à la découverte des fonctions des racines; mais il n'en fut rien, et il faut en venir au siècle dernier, à moins qu'on ne veuille citer Dulaurens, pour trouver de nouveau une allusion à l'existence probable de nerfs différents, les uns destinés au mouvement, les autres à la sensibilité. C'est dans un des ouvrages de Boerhaave que nous la trouvons. « De cette moelle, dit-il, sortent deux sortes de nerfs, les uns servant au mouvement, les autres au sentiment, et qui jamais ne communiquent entre eux. » Mais comment naissent ces nerfs? Dans quelle relation sont-ils avec la moelle épinière, et entre eux? Boerhaave n'en a aucune idée; aussi ajoute-t-il plus loin : *Quis dicet hic : hoc movet, hoc sentit?* Willis partageait ces idées; mais Haller ne les accepta pas et chercha à expliquer d'une autre façon les faits de paralysie isolée du mouvement. Il ne fut guère heureux d'ailleurs dans ce cas. Pour lui, les faits d'abolition du mouvement, avec conservation de la sensibilité, lesquels étaient alors les plus connus,

s'expliquent par le peu d'étendue ou de gravité de la lésion des centres nerveux. Les parties lésées peuvent encore suffire aux manifestations de sensibilité, car la sensibilité n'exige, dit Haller, qu'une force nerveuse peu considérable, tandis que le mouvement, qui réclame un plus grand degré de force nerveuse, ne peut plus s'exécuter.

Dans notre siècle, et avant le premier écrit de Ch. Bell, Lamarck s'exprime d'une façon très-nette sur ce sujet : « A l'égard des animaux qui ont une moelle épinière, dit-il, il part de toutes les parties de leur corps des filets d'une extrême finesse qui, sans se diviser ni s'anastomoser, vont se rendre au foyer des sensations..... Quant aux nerfs qui sont destinés au mouvement musculaire, ils partent vraisemblablement d'un autre foyer, et constituent, dans le système nerveux, un système particulier distinct de celui des sensations, comme ce dernier l'est du système qui sert aux actes de l'entendement » (1). Il est clair, d'ailleurs, que Lamarck, pas plus que ses devanciers, n'était sorti du domaine des hypothèses, et n'avait pensé à localiser dans tels ou tels nerfs la sensibilité et le mouvement.

Le premier auteur qui eut l'idée d'attribuer à chacune des deux racines des nerfs un rôle fonctionnel différent, est Alexandre Walker : mais il ne chercha pas à contrôler son hypothèse par l'expérience, et il ne put pas, par conséquent, reconnaître l'erreur qu'il avait commise dans la détermination des fonctions des racines. Il avait, en effet, assigné aux racines et colonnes antérieures de la

(1) *Philosophie zoologique*, 1809. (Citation empruntée à M. Longet, *Traité d'Anatomie et de Physiologie du système nerveux*, t. I, p. 25.)

moelle les fonctions de sensibilité, et celles du mouvement aux postérieures.

Charles Bell, en 1811, publia un petit écrit, tiré à cent exemplaires, et intitulé : *An idea of a new anatomy of the Brain*. C'est dans ce travail qu'il expose le résultat de ses méditations et de ses expériences ; et c'est là, assurément, que se trouvent les seuls titres qu'il puisse invoquer à l'appui de ses prétentions à la découverte des fonctions distinctes des racines des nerfs. Aussi est-il nécessaire d'en donner une courte analyse.

L'idée dominante de ce mémoire, c'est que les nerfs possédant plusieurs fonctions ne sont pas des nerfs simples, mais bien des faisceaux formés par la réunion de plusieurs nerfs doués chacun d'une fonction distincte. Et cette réunion n'a lieu que pour la commodité de la distribution. Ainsi, dit-il, les nerfs de sensibilité, les nerfs du mouvement, et les nerfs vitaux sont distincts durant tout leur trajet quoiqu'ils paraissent unis parfois en un faisceau.

Pour bien comprendre la manière de voir de Ch. Bell, il faut savoir qu'il était nourri des idées de Willis sur la physiologie du système nerveux. Pour lui, comme pour Willis, le cerveau proprement dit est le cèntre de la sensibilité et du mouvement ; le cervelet préside aux actions vitales (circulation, nutrition, sécrétions, etc.). Après avoir admis ces principes, Ch. Bell constata qu'il existe dans la moelle deux sortes de faisceaux : les uns, antérieurs, qui sont la continuation des cuisses ou pédoncules du cerveau ; les autres, postérieurs, qui sont la continuation des pédoncules du cervelet. Comme il lui paraissait très-difficile d'agir sur le cerveau ou sur le cervelet eux-mêmes afin de vérifier les hypothèses relatives à leurs fonctions, il pensa

qu'on pourrait plus aisément expérimenter sur les faisceaux de la moelle qui en sont la continuation, et qu'on serait en droit d'appliquer les données obtenues ainsi aux diverses parties de l'encéphale. De plus, considérant que les nerfs naissent par deux racines, l'une qui vient des parties antérieures de la moelle, et l'autre des parties postérieures, il pensa que chacune de ces racines était chargée de conduire, aux parties qu'elle anime, l'influence émanée de la région de l'encéphale avec laquelle elle est en rapport par l'intermédiaire des faisceaux de la moelle. Ainsi, la racine antérieure transmettrait l'influence du cerveau, et la racine postérieure l'influence du cervelet. Théoriquement, pour Ch. Bell, la racine antérieure était donc le cordon conducteur de la sensibilité et de la volonté (fonctions du cerveau proprement dit) ; et la racine postérieure servait à conduire l'influence vitale (fonctions du cervelet). Il faut bien avoir ces points de départ présents à l'esprit ; sans cela il est impossible de rien comprendre aux premiers travaux de Ch. Bell ; et, je le répète, tout cela n'est guère que la reproduction des idées de Willis.

Jusqu'ici il n'y avait qu'une hypothèse assez séduisante, mais qui n'avait rien de bien neuf au fond, puisque la base de cette hypothèse était empruntée à Willis, et que l'idée d'attribuer des fonctions différentes aux racines avait déjà été exposée par Walker. Il fallait une démonstration quelconque. Or, Ch. Bell, le premier, tenta des expériences sur les racines et sur les faisceaux de la moelle. Dans une première expérience, il met la moelle à découvert sur un lapin mort récemment : il remarque que l'excitation de la partie antérieure de la moelle, c'est-à-dire des faisceaux antérieurs, produit des convulsions, tandis qu'en irritant la

partie postérieure, il ne provoque pas de mouvement. Après avoir mis à nu les racines des nerfs spinaux, il coupe les racines postérieures et ne remarque pas de contractions, tandis que l'excitation des racines antérieures, avec la pointe du scalpel, faisait immédiatement entrer les muscles en convulsions. Telles sont les premières expériences de Ch. Bell. Ce sont, en réalité, les premiers faits expérimentaux qui aient démontré que les deux racines de chaque nerf ont des fonctions différentes. Aussi conçoit-on que ces expériences l'aient vivement frappé et l'aient conduit à dire : *c'est alors que je compris le but de la double connexion d'un nerf rachidien avec la moelle, et que tout nerf exerçant une double influence devait ce privilége à deux racines.* Ch. Bell fit encore une autre expérience non moins remarquable. Il met la moelle à nu sur un lapin vivant, et constate que la section des racines postérieures laisse aux muscles leur motilité. « Après cette section, dit-il, la douleur accompagnant l'opération nous empêcha de juger du degré de sensibilité de la partie à laquelle se distribuaient ces racines. »

Telles sont les expériences de Ch. Bell, et nous avons vu aussi les idées que ces expériences étaient appelées à contrôler. Or, il est bien singulier de voir quelle signification on a donnée plus tard à ces idées et à ces expériences. On a vu là une preuve que Ch. Bell avait découvert la véritable fonction des racines, alors que tout devait éloigner d'une pareille interprétation. On a cru que Ch. Bell, en parlant de la double influence de tel ou tel nerf, entendait parler de la sensitivité et de la motricité du nerf ; mais il est évident qu'à ce moment du moins, le physiologiste anglais donnait un tout autre sens aux mots qu'il employait. Pour lui, la

double influence ne se rapportait pas au mouvement et à la sensibilité. Il s'agissait certainement de la double influence du cerveau et du cervelet. Les racines antérieures, continuation des pédoncules cérébraux par l'intermédiaire des faisceaux antérieurs de la moelle, servaient en même temps à la sensibilité et aux mouvements volontaires, fonctions dévolues au cerveau ; tandis que les racines postérieures qui émanaient des pédoncules cérébelleux par l'intermédiaire des faisceaux postérieurs, participaient aux fonctions du cervelet, aux fonctions vitales : et c'est dans ce but que chaque nerf naissait par deux racines, afin de transporter dans tout le corps cette double influence nécessaire à l'organisme. Les résultats expérimentaux s'expliquaient du reste parfaitement en partant de cette hypothèse. En excitant les racines antérieures sur un animal immédiatement après la mort, on devait naturellement déterminer des mouvements, puisque la motricité persiste alors encore pendant plusieurs minutes ; mais la sensibilité que l'on attribuait à ces mêmes racines ne pouvait pas se manifester, puisque l'animal était mort. D'autre part, lorsqu'on excitait les racines postérieures, on ne devait rien observer, puisqu'on opérait sur un cadavre, et que les actions vitales auxquelles présidaient ces racines étaient éteintes. L'expérience semblait donc confirmer parfaitement les vues théoriques de Ch. Bell. Il en était de même de l'expérience faite sur l'animal vivant. En effet, d'après l'hypothèse, la section des racines postérieures ne devait abolir que les actions vitales, et devait laisser intacts le mouvement et la sensibilité : or, après cette section, on constate que les muscles, auxquels se rend le nerf mis en expérience, conservent leurs mouvements. Quant à la sensi-

bilité, Ch. Bell nous dit que la douleur causée par l'opération ne permit pas de juger du degré de sensibilité des parties auxquelles se distribuaient les nerfs. Cette phrase me paraît ne pouvoir laisser aucun doute sur la manière de voir de Ch. Bell. Il croyait évidemment à la conservation de la sensibilité après la section des racines postérieures; et, si l'on ne pouvait pas en apprécier le degré, c'est à cause des difficultés provenant de la douleur produite par l'expérience.

C'est là, en analyse, la substance du premier travail de Ch. Bell. Il n'y a pas la moindre mention de la sensibilité des racines postérieures; et tout se borne, en un mot, à une confirmation expérimentale de vues théoriques analogues à celles de Willis, mais appliquées à la physiologie des racines des nerfs et des faisceaux de la moelle épinière. Quiconque abordera cette étude sans prévention, sans parti arrêté d'avance, arrivera à la même appréciation.

Après ce premier mémoire, dix années s'écoulent, et en 1821, Ch. Bell communique à la Société royale de Londres un nouveau mémoire sur l'arrangement des nerfs, en particulier des nerfs de la face. Dans ce mémoire, il insiste surtout sur les fonctions du nerf trijumeau et de la portion dure du septième nerf, c'est-à-dire du nerf facial. Il relate diverses expériences qui lui paraissent jeter un jour nouveau sur ces fonctions. Et, en effet, elles montrent de la façon la plus nette que ces nerfs, dont l'action était plus ou moins confondue jusque-là, ont un rôle différent. Ce travail, bien que très-remarquable, ne contient pas la moindre proposition tendant à démontrer que Ch. Bell ait démêlé alors les fonctions véritables de chacun de ces deux nerfs. Tout au contraire, on y voit la preuve mani-

feste qu'il ignorait encore ces fonctions. La même année, John Shaw, son parent et son élève, vint en France et répéta ses expériences en présence de Dupuy, Spurzheim et Magendie, et celui-ci en rendit compte dans son *Journal de physiologie* (1). Après avoir coupé le nerf facial d'un côté sur divers animaux, Ch. Bell avait montré que les mouvements de la narine du côté correspondant cessaient, tandis que de l'autre côté, le facial étant intact, la narine était animée de mouvements alternatifs de dilatation et de resserrement, qui correspondaient aux mouvements respiratoires du thorax : il y avait de plus un changement d'expression dans la face, du côté correspondant à la section ; et, enfin, d'après lui, les lèvres et les joues continuaient à exécuter les mouvements normaux pendant la mastication. Ch. Bell attribuait la persistance de ces derniers mouvements à l'influence du nerf trijumeau. En coupant, chez d'autres animaux, les rameaux sus-orbitaire et sous-orbitaire du nerf trijumeau, d'un côté, il produisait, disait-il, une abolition de la sensibilité de la peau de la face et des mouvements de mastication de ce côté ; mais les mouvements de la narine correspondante étaient parfaitement conservés.

Ainsi, Ch. Bell avait été conduit par ses travaux antérieurs à s'occuper des nerfs de la face, et il semble que ses nouvelles expériences auraient dû lui ouvrir les yeux et le mettre sur la trace de la vérité. Mais il n'en fut rien. Il considéra le nerf trijumeau comme représentant, à lui seul, un nerf mixte rachidien : ce fut là certainement une vue des plus ingénieuses, déjà émise d'ailleurs avant lui (2), et

(1) *Journal de physiologie expérimentale*, t. I, n° de décembre, 1822.

(2) Prochaska avait déjà fait cette assimilation de la façon la plus nette :

que les recherches ultérieures ont pleinement confirmée ; mais il appliqua aux nerfs de la cinquième paire les idées inexactes qu'il s'était faites sur les nerfs rachidiens. Le nerf trijumeau naît par deux racines, comme un nerf rachidien: Ch. Bell fait provenir l'une des racines du cerveau, et l'autre du cervelet ; la première sert, par conséquent, suivant lui, aux fonctions cérébrales, c'est-à-dire au mouvement volontaire et à la sensibilité ; la seconde, aux actions vitales dont le cervelet est le foyer. Le nerf trijumeau est donc un nerf complet, et c'est, ajoute le physiologiste anglais, le seul de tous les nerfs crâniens qui soit ainsi en rapport avec le cerveau et avec le cervelet. Il n'y a pas un seul mot qui fasse la part fonctionnelle de chacune des racines du nerf trijumeau, telle que nous la faisons aujourd'hui. Considérant le nerf trijumeau dans son ensemble, Ch. Bell en fait le nerf de la sensibilité de la face, des mouvements volontaires de la face et des muscles masticateurs, et enfin des actions vitales, car il montre qu'il fournit aux glandes salivaires.

Mais le nerf facial ? Quel rôle lui attribue-t-il, Ch. Bell ? Il ne faut pas s'y méprendre ; ce n'est pas pour lui le nerf qui préside aux mouvements volontaires de la face. Non : c'est aux mouvements involontaires qu'il sert. Il tient sous sa dépendance les mouvements respiratoires et les mouvements expressifs. Il fait partie de la classe des nerfs que Ch. Bell appelle *nerfs surajoutés*, nerfs qui ont des fonc-

« Quis rationem dabit..... quare omnium cerebri nervorum solum quintum per optum suum more nervorum spinalium ganglion seminulare dictum facere debet, sub quo peculiaris funiculorum fasciculus ad tertium quinti paris ramum, maxillarem inferiorem dictum, prosperat insalutato ganglio semilunari ad similitudinem radicum anteriorum nervorum spinalium? » (G. Prochaska, *De structura nervorum*, Vindobonæ, 1779, p. 81.)

tions particulières, différentes de celles des nerfs ordinaires. Il suffit de lire avec la moindre attention le mémoire de Ch. Bell, pour se convaincre sur ce point. La section du nerf facial n'abolit, d'après lui, que les mouvements de la face qui sont en relation avec ceux qu'exécute le thorax pour la respiration, et, d'autre part, les mouvements d'expression ; mais les mêmes muscles qui ont perdu cette partie de leurs fonctions répondent encore librement aux incitations volontaires, tant que le trijumeau reste intact.

Telle était, à cette époque, la théorie de Ch. Bell sur les nerfs de la face.

Le physiologiste qui devait bientôt montrer la plus grande ardeur à revendiquer pour Ch. Bell l'honneur de la découverte des fonctions des racines, J. Shaw, publie, peu de temps après le travail dont nous venons de parler, un mémoire intitulé : *Expériences sur le système nerveux*. Dans ce mémoire, à l'exemple de Ch. Bell, il admet que les muscles de la face ne sont pas animés seulement par le facial. Il dit, en effet, que chez un âne, après la section de la branche sous-orbitaire du trijumeau du côté gauche, les muscles de ce côté de la face étaient devenus inhabiles à la mastication et aux mouvements volontaires, car l'animal ne pouvait plus se servir de sa lèvre pour la préhension de ses aliments : la sensibilité était en même temps abolie ; mais les mouvements respiratoires de la face persistaient.

En 1822, J. Shaw publie un nouveau mémoire sur la *paralysie partielle*, mémoire dans lequel il cite des cas de paralysie isolée du nerf facial. Or, il est facile de constater qu'à ce moment encore, ses idées et celles de son maître n'avaient point changé. Dans un de ces cas de paralysie fa-

ciale, il montre que la sensibilité de la face était conservée, que les mouvements respiratoires de cette partie étaient abolis, mais que certains mouvements y persistaient. « *Ces circonstances, dit-il, suffisent pour prouver que les mêmes muscles de la bouche qui étaient paralysés dans leur action relative à l'expression et à la respiration, ne l'étaient pas dans leur action soumise à la volonté.* »

Quoi de plus convaincant que cette analyse des travaux de Ch. Bell et de J. Shaw ? Comment a-t-on pu trouver dans ces travaux une preuve quelconque à l'appui des prétentions de Ch. Bell ?

En résumé, qu'a fait Ch. Bell relativement aux fonctions des racines des nerfs ? Dans quel état était la science sur ce point, au moment où Magendie publia ses premières recherches ? Le voici en quelques mots. Pour Ch. Bell, chaque nerf rachidien était mixte, servant à la fois aux fonctions cérébrales et aux fonctions cérébelleuses : il était mis en rapport avec le cerveau par sa racine antérieure ; avec le cervelet par sa racine postérieure. La racine antérieure, que l'on aurait pu appeler cérébrale, servait au mouvement volontaire et à la sensibilité ; la racine postérieure, racine cérebelleuse, servait aux actions vitales ; c'était par son intermédiaire que le cervelet gouvernait les actions vitales de la partie animée par le nerf mixte.

Voilà quelles étaient les idées de Ch. Bell en 1821, lors de son premier mémoire lu à la Société royale, et en 1822, époque à laquelle il publia un second mémoire sur les nerfs de la respiration et de l'expression. Il y avait loin évidemment de là à la détermination des véritables fonctions des racines des nerfs. Il y avait si loin, que Ch. Bell

dotait une seule et même racine, la racine antérieure, de la sensibilité et du mouvement volontaire, et qu'il attribuait une fonction tout à fait chimérique à la racine postérieure. Assurément, il y avait un progrès sur les doctrines qui avaient précédé celle de Ch. Bell; toutefois il ne consistait que dans une démonstration expérimentale établissant que les deux racines de chaque nerf rachidien ont des fonctions différentes, mais non dans la découverte de ces fonctions.

C'est en 1822 que Magendie (1) publia ses premiers résultats expérimentaux. Après avoir mis la moelle à nu sur des jeunes chiens, il coupe les racines postérieures des nerfs qui se rendent à l'un des membres postérieurs, et la sensibilité est abolie dans ce membre, tandis que la motilité volontaire y persiste; faisant la même opération sur les racines antérieures, il fait disparaître le mouvement volontaire et laisse la sensibilité intacte; et enfin, la section des deux racines abolit, à la fois, le mouvement et la sensibilité. Il répète ces expériences sur les racines des nerfs qui vont à l'un des membres antérieurs; il obtient exactement les mêmes résultats. Immédiatement, il tire la conclusion suivante : « Il me suffit de pouvoir avancer aujourd'hui que les racines antérieures et les racines postérieures qui naissent de la moelle épinière ont des fonctions différentes; que les postérieures paraissent plus particulièrement destinées à la sensibilité, tandis que les antérieures semblent plus spécialement liées avec le mouvement. »

La découverte des fonctions véritables des racines des

(1) *Journal de physiologie expérimentale*, t. I et II.

nerfs spinaux était faite dès ce premier pas. C'était, en effet, la première fois que l'on attribuait aux racines antérieures la fonction de la motricité, et aux racines postérieures la fonction de la sensitivité, et la première fois qu'on démontrait par l'expérience la réalité de ces fonctions.

La même année, Magendie publie (22 oct. 1822) un second mémoire sur le même sujet. Dans ce mémoire, il rapporte d'abord une expérience très-ingénieuse qu'il a instituée dans le but de contrôler les premiers résultats qu'il avait obtenus. Il empoisonne, avec de la noix vomique, des animaux dont les uns ont eu les racines postérieures des nerfs d'un membre coupées, et dont les autres ont subi la section des racines antérieures des mêmes nerfs. Or, chez les premiers, les convulsions se montrent dans le membre dont les nerfs ne sont plus en communication avec la moelle que par les racines antérieures, tandis qu'elles manquent complétement chez les autres dans le membre dont les nerfs ne communiquent avec la moelle que par les racines postérieures. Puis il revient à des expériences directes sur les racines. Il faut noter que, même dans les conclusions de son premier travail, il n'avait pas été entièrement absolu : or, dans ses nouvelles expériences, il arrive à des résultats bien moins précis en apparence.

Sur un animal vivant, Magendie irrite les racines postérieures et observe de vives douleurs. Mais, en même temps, il se produit, presque toutes les fois, des contractions dans les muscles auxquels se distribuent les nerfs en rapport avec ces racines. Il coupe un faisceau de racines postérieures et observe un mouvement de totalité dans le mem-

bre correspondant. Puis, il excite les racines antérieures d'autres nerfs : les contractions ainsi provoquées sont très-fortes, convulsives même, tandis que les signes de sensibilité sont à peine visibles. En face de ces nouveaux résultats, Magendie fut conduit à modifier quelque peu ses premières conclusions. « Ces faits, dit-il, sont donc confirmatifs de ceux que j'ai annoncés ; seulement ils semblent établir que le sentiment n'est pas exclusivement dans les racines postérieures, non plus que le mouvement dans les antérieures. » Toutefois il fait observer qu'ayant soumis à l'expérimentation les racines séparées de la moelle, il n'obtint plus aucun résultat du même genre. Magendie eut ensuite recours aux excitations galvaniques, dont les résultats parurent confirmer ceux que lui avaient donnés ses expériences précédentes. En effet, il y eut des contractions avec les deux sortes des racines; mais la galvanisation du bout périphérique des racines postérieures produisit des contractions en général beaucoup plus faibles et beaucoup moins complètes que celles qui se montraient sous l'influence de la galvanisation des racines antérieures.

Ce sont là les expériences que fit Magendie en 1822, sur les racines des nerfs spinaux. On voit que, dès lors, il avait non-seulement reconnu, comme Ch. Bell, la différence de fonctions des deux racines des nerfs, mais qu'il avait été bien plus loin que le physiologiste anglais, en montrant que les racines antérieures servent au mouvement, et les postérieures, à la sensibilité. Seulement, il avait conclu de ses expériences que ces attributs ne sont pas exclusifs : les racines antérieures, bien que plus particulièrement destinées à conduire les excitations motrices, lui avaient paru sensibles; et les postérieures, quoique

plus spécialement affectées au service de la sensibilité, lui avaient semblé quelque peu motrices. Il n'est pas sans intérêt de rechercher comment il avait été conduit à cette manière de voir, car cet examen nous montrera combien peu étaient fondés les reproches qui lui ont été adressés sur ses tergiversations.

Magendie excite une racine postérieure intacte ; il y a de la douleur, et, en même temps, il se produit un mouvement plus ou moins prononcé dans le membre correspondant. N'est-ce point là ce qui arrive constamment dans le cas où l'expérience est faite sur des racines tenant encore à la moelle? Ce mouvement peut être causé par la douleur ; et, en tout cas, il est surtout le résultat d'une action réflexe des plus simples : l'irritation de la racine postérieure met en jeu une région plus ou moins limitée de la substance grise de la moelle épinière, et de cette région part une excitation qui est conduite aux muscles du membre par les racines antérieures correspondantes. Magendie observait donc un phénomène d'action réflexe ; mais, comme à cette époque, malgré les indications antérieures de Prochaska et de Legallois, l'attention n'était pas portée sur ce genre de phénomènes, il avait pu croire que l'excitation des racines postérieures déterminait directement de légères contractions (1).

Quant aux racines antérieures, Magendie a fait voir qu'en les excitant on détermine des contractions très-fortes, et ce résultat s'obtient constamment. Mais il a constaté en même temps quelques signes, à peine visibles, de sen-

(1) La lecture de son second mémoire montre pourtant qu'il doutait de cette action directe des racines postérieures sur les muscles.

sibilité. Ici encore il avait bien observé, car c'est là le résultat très-réel de l'expérience faite sur les racines antérieures intactes, lorsque les racines postérieures le sont elles-mêmes. Ces signes de sensibilité sont même, dans certaines conditions, non pas à peine visibles, mais très-manifestes; et Magendie constatait dès lors, sans s'en rendre compte, les premiers indices du phénomène si intéressant qu'il devait faire connaître plus tard, c'est-à-dire de la *sensibilité récurrente*. Comme nous le verrons, la douleur produite dans ces circonstances est due à ce que la racine antérieure contient des fibres sensitives émanées de la racine postérieure, et qui, après avoir suivi le nerf mixte jusqu'à une certaine distance du point de réunion des deux racines, rebrousse chemin, s'accole à la racine antérieure, et remonte ainsi vers la moelle épinière.

Et maintenant, que dire des expériences faites à l'aide du galvanisme? Évidemment elles avaient moins de valeur que les précédentes; mais les résultats qu'elles ont donnés alors sont encore ceux qu'on obtiendrait, en se plaçant dans les mêmes conditions. Si la galvanisation de la racine postérieure, séparée de la moelle, déterminait des mouvements, on peut, en supposant que toutes les précautions nécessaires pour se mettre à l'abri des courants dérivés aient été prises, en donner encore une explication très-simple. Lorsque l'on emploie un courant galvanique très-fort, il se produit dans toute la longueur des fibres sensitives une modification dont je vous ai déjà parlé, un état électro-tonique, lequel communique alors, par une sorte d'induction, une excitation aux fibres motrices accolées à ces fibres sensitives dans le nerf mixte, et provoque ainsi des contractions dans les muscles correspondants.

Ainsi, les expériences de Magendie devaient nécessairement le conduire aux conclusions qu'il en a tirées, et je ne vois en rien ce qui autorisait à considérer ses assertions comme contradictoires. Il est vrai qu'en 1839, il déclarait que la section des racines antérieures abolit tout mouvement, tandis que la section des racines postérieures abolit toute sensibilité, propositions beaucoup plus absolues que les premières; mais c'est qu'à ce moment il avait pu se rendre compte des phénomènes accessoires qui compliquaient les résultats de ses premières expériences. En tout cas, il y aurait une exagération extrême à considérer cette modification de ses premières conclusions comme une contradiction, et surtout à vouloir y trouver un argument quelconque contre ses droits à la découverte des fonctions des racines des nerfs.

A peine les mémoires de Magendie avaient-ils paru en 1822, que Ch. Bell réclama la priorité de cette découverte, et peu s'en fallut qu'il ne la présentât même comme déjà connue et vulgaire, pour ainsi dire, depuis plusieurs années, en Angleterre. Il suffit de parcourir les publications faites dans ce pays avant 1823, pour reconnaître qu'aucune d'elles ne contient la moindre mention de ce grand progrès physiologique.

Il y a plus: les publications de Ch. Bell lui-même, celles de 1821 et 1822, comme je l'ai déjà dit, n'en renferment aucune indication, pas plus que les premiers travaux de J. Shaw, et il n'y a réellement rien de plus probant que de voir des mémoires étendus, traitant des fonctions des nerfs, ne pas contenir une seule phrase, quelque courte qu'elle soit, dans laquelle il soit dit que les racines antérieures des nerfs spinaux servent au mouvement, et les racines posté-

rieures à la sensibilité. Et comment Ch. Bell aurait-il pu faire une allusion quelconque à cette détermination des fonctions de racines, puisque, ainsi que nous l'avons vu, il avait sur ces fonctions des idées entièrement inexactes! Magendie lui a rendu certainement toute justice, lorsque, après avoir analysé l'écrit de 1811, il ajoute: «On voit, par cette analyse d'un ouvrage que je ne pouvais connaître, puisqu'il n'a pas été publié (il avait été imprimé seulement pour les amis de l'auteur), que M. Bell, conduit par ses ingénieuses idées sur le système nerveux, a été bien près de découvrir les fonctions des racines spinales; toutefois, le fait que les antérieures sont destinées au mouvement, tandis que les postérieures appartiennent plus exclusivement au sentiment, paraît lui avoir échappé; c'est donc à avoir établi ce fait d'une manière positive que je dois borner mes prétentions.» (Note du 22 octobre 1822.)

Je conçois que Ch. Bell, voyant lui échapper une si belle découverte qu'il avait été sur le point de faire, ait tenté de s'attribuer la part aussi large que possible, bien que l'on doive le blâmer d'avoir injustement refusé à Magendie toute espèce de droits. Je conçois encore très-bien que dans le pays de Ch. Bell on ait tout fait pour appuyer ses revendications; mais, ce qui me paraît surprenant, c'est qu'en France il ne se soit élevé aucune voix en faveur de Magendie, alors que ses titres sont si évidents. Comment expliquer une pareille singularité? Cela tient certainement à ce que l'historique de la découverte en question a été tout d'abord présenté d'une façon très-inexacte, et à ce que tous les auteurs, se répétant les uns les autres, sans recourir aux textes, ont fini par donner pour ainsi dire force d'axiome à ce qui avait tant besoin d'une démonstration sérieuse.

Cela tient encore à ce que les quelques écrivains qui ont essayé de remonter aux sources ne sont pas allés assez loin et ont trouvé ces sources altérées de la façon la plus profonde et la plus habile.

Qu'un auteur, par exemple, cherche à bien déterminer quels sont les titres de Ch. Bell à la découverte des fonctions des racines des nerfs, il sera d'abord forcé probablement de renoncer à consulter, dans son entier, l'écrit de 1811, car on ne le trouve que bien difficilement. Mais comme Ch. Bell a réuni dans un volume publié d'abord en 1824 (1), puis sous une autre forme en 1830 (2) et dans les éditions suivantes, ses divers travaux sur le système nerveux, on sera amené à recourir à ces volumes. Or, ces volumes contiennent les deux premiers mémoires présentés à la Société royale de Londres, en 1821 et 1822 : comme le mémoire publié en 1821 traite assez longuement des nerfs de la face, on s'attend bien à y trouver quelques indications montrant que Ch. Bell connaissait à ce moment les véritables fonctions des racines des nerfs spinaux, et surtout celles des nerfs de la face. Et ces indications, on les trouve en effet. Mais ce mémoire est loin d'être là tel qu'il a été publié en 1821 ; il a subi des modifications considérables. Les mots et les passages compromettants sont supprimés ou entièrement changés, et çà et là se rencontrent des interpolations qui dénaturent complétement le sens primitif. Ainsi, pour n'en citer que quelques exemples, Ch. Bell, dans le mémoire de 1821, parlant du nerf triju-

(1) *An exposition of the natural system of the nerves of the human body, with a republication to the papers delivered to the Royal Society, on the subject of the nerves.* London, 1824 (in-8).

(2) *The nervous system of the human body*, London, 1830 (in-4).

meau, dit : « Ses branches s'éparpillent dans la peau et pénètrent dans tous les muscles, *elles sont surtout nombreuses dans les muscles qui meuvent les lèvres sur les dents.* En effet, à cette époque, le nerf trijumeau était pour Ch. Bell le nerf présidant au mouvement volontaire des lèvres. Plus tard, éclairé par les expériences de Magendie, il change un peu les derniers mots de la phrase de son livre, et dit : « *elles sont surtout nombreuses dans les lèvres.* » L'erreur a disparu. Ailleurs, parlant du nerf facial, il dit : « Dans cette distribution étendue, le nerf pénètre dans tous les muscles de la face, muscles qui reçoivent aussi les branches de la cinquième paire. » Dans le volume, il ajoute un mot significatif : « les branches *sensitives* de la cinquième paire. » En 1821, il a fait pénétrer les branches du nerf facial dans la peau de la joue ; en 1824, il n'est pas convaincu que ces branches pénètrent dans la peau ; en 1830, la phrase est entièrement supprimée. Un peu plus loin, à propos d'une expérience sur le nerf trijumeau, il s'exprime ainsi en 1821 : « La perte du *mouvement* des lèvres dans l'action de manger fut si évidente, que l'on considéra comme une cruauté inutile de couper les autres branches du cinquième nerf. » Dans le traité, Ch. Bell remplace tout simplement un mot par un autre, et la phrase n'a plus rien de défectueux : « La perte de la *sensibilité* des lèvres fut si évidente... » Dans un paragraphe du mémoire de 1821, le nerf trijumeau est indiqué comme étant le nerf des *mouvements volontaires de la face ;* dans l'ouvrage, le paragraphe est supprimé. Et je pourrais multiplier ces exemples.

Vous voyez dans quelles erreurs on serait entraîné si l'on se contentait de consulter la collection des mémoires de

Ch. Bell sans remonter jusqu'aux publications primitives; et il est certain que bien des auteurs auront dû s'égarer de cette façon.

Mais comment n'ont-ils pas poussé leurs recherches plus loin, alors que le physiologiste dépossédé revendiquait ses droits? Car ne croyez pas que Magendie n'ait pas réclamé. Il l'a fait à plusieurs reprises, et de la façon la plus nette : mais le jugement était rendu, et n'a plus été mis en discussion depuis lors. Ouvrez les traités de physiologie les plus estimés, et, dans tous, vous verrez Magendie relégué tout à fait au second plan, tandis que la découverte est attribuée à Ch. Bell.

Or, c'est là une injustice, une grande injustice. Pour Ch. Bell, je veux le répéter encore, les racines antérieures étaient à la fois chargées de conduire les impressions sensitives vers les centres nerveux et les excitations volontaires vers les muscles, et les racines postérieures servaient à transmettre aux parties l'influence exercée par le cervelet sur les actions vitales. Il a eu, comme nous l'avons vu, le mérite de faire les premières expériences sur les racines, de reconnaître qu'elles ont des fonctions différentes; mais ces expériences, en définitive, l'ont conduit à une conception des plus erronées. Le premier de tous les physiologistes, Magendie a découvert par l'expérimentation que les racines antérieures ont pour fonction la motricité, et les postérieures, la sensibilité.

Telles sont les considérations historiques et critiques que je voulais vous exposer sur la découverte des fonctions véritables des racines des nerfs. Dans cet exposé, je n'ai cédé à aucune préoccupation particulière; j'ai à peine connu Magendie et je ne suis attaché à sa mémoire par

aucun lien de reconnaissance personnelle ; je n'ai été guidé que par un seul sentiment, l'amour de la vérité. Je sais combien il est difficile de détruire des erreurs profondément enracinées ; aussi ne puis-je pas espérer que les physiologistes reviennent immédiatement à une appréciation plus équitable des faits. Mais j'en suis pleinement convaincu : l'injustice que je combats aura son terme. Dans cinq ans, dans dix ans peut-être, on s'étonnera d'avoir pu si longtemps fermer les yeux à la lumière, et alors, la gloire de cette grande découverte reviendra tout entière et définitivement à son véritable auteur, à Magendie.

SEPTIÈME LEÇON

21 juin 1864.

RACINES DES NERFS.

Racines des nerfs dans les cinq classes des Vertébrés. — Y a-t-il des racines distinctes pour les nerfs moteurs et les nerfs sensitifs chez les Invertébrés? — Sensibilité récurrente.

J'ai cherché, par une discussion impartiale des titres de Ch. Bell et de Magendie, à rétablir la vérité relativement à la découverte des fonctions des racines des nerfs. C'est à Magendie, ainsi que nous l'avons vu, qu'il faut équitablement rapporter l'honneur de cette découverte, et il était complétement dans son droit lorsqu'il en parlait dans les termes suivants : «'Cest donc bien mon œuvre, et elle doit rester comme une des colonnes du monument qu'élève depuis le commencement de ce siècle la physiologie française.»

Toutefois, à cause de la forme des conclusions données en 1822 par Magendie, et des restrictions qu'elles renfer-

maient, restrictions qui n'étaient d'ailleurs que la conséquence d'une observation extrêmement exacte, il pouvait rester du doute dans l'esprit des physiologistes ; aussi, ne devons nous pas nous étonner de voir, peu de temps après, se produire de nouvelles tentatives pour contrôler les recherches de cet expérimentateur.

Béclard (1822) paraît avoir, un des premiers, répété les expériences de Magendie, et il obtint à peu près les mêmes résultats que celui-ci.

Bellingeri (1823) crut pouvoir conclure de ses expériences que les racines antérieures servent à exciter les mouvements de flexion, et que les racines postérieures sont chargées de conduire les impressions sensitives et en même temps d'exciter les mouvements d'extension. Nous verrons qu'il avait appliqué ces idées erronées à la physiologie de la moelle épinière.

Fodéra (1823) avait obtenu des résultats très-nets sur les Grenouilles au moyen des excitants mécaniques ; mais les excitants galvaniques n'avaient donné que des effets équivoques. Fodéra ne réussit pas dans les expériences qu'il fit sur des Mammifères.

Je passe sous silence d'autres tentatives, et j'arrive à J. Müller, dont les expériences offrirent un caractère de précision tout à fait remarquable. Il avait, il est vrai, échoué, dans les premiers essais qu'il avait institués vers 1824 sur des Lapins. Mais, en 1831, il aborda de nouveau la question et laissa de côté les animaux supérieurs, qu'il avait vus périr avant qu'on eût le temps d'arriver à des résultats convaincants : il fit ses expériences sur des Grenouilles. Il met la moelle à nu sur des Grenouilles, et découvre ainsi les racines postérieures des nerfs destinés aux pattes de der-

rière. Il soulève ces racines, les coupe au niveau de leur insertion à la moelle épinière, puis il les excite avec la pointe d'une aiguille : il n'y a pas la moindre contraction dans les muscles des membres. Il porte ensuite l'excitation sur le bout périphérique des racines antérieures, après les avoir séparées de la moelle épinière, comme il l'avait fait pour les racines postérieures, et il voit se produire immédiatement, et chaque fois qu'il recommence, les plus vives contractions dans le membre correspondant. Müller, en expérimentant sur des racines offrant encore leurs rapports normaux avec la moelle, constate que l'on peut alors faire naître des contractions dans les membres postérieurs, en soulevant les racines postérieures, parce que, dans ce cas, on exerce des tiraillements sur la moelle elle-même. Mais il n'attribue pas ces convulsions à une action directe des racines postérieures sur les muscles ; il sait fort bien qu'elles sont sous la dépendance des racines antérieures motrices excitées par l'intermédiaire de la moelle épinière, car si l'on a soin de couper ces dernières racines, on pourra exciter la moelle et les racines postérieures sans provoquer la moindre contraction dans les membres postérieurs. A l'aide du galvanisme et en n'employant qu'une simple paire de plaques, cuivre et zinc, Müller obtient des résultats tout aussi nets : l'excitation des racines antérieures, séparées de la moelle, détermine des mouvements dans les membres correspondants ; tandis que l'excitation des racines postérieures ne produit aucune contraction musculaire. Enfin, après avoir coupé les racines antérieures qui se rendent à la patte de derrière d'un côté, puis les racines postérieures qui se rendent à la patte de derrière de l'autre côté, il constata que le premier membre était paralysé du

mouvement, le second, de la sensibilité. Cette dernière expérience, déjà faite par Magendie sur des Mammifères, réussit en effet très-bien sur les Grenouilles, comme vous pouvez vous en assurer sur celles que je vous montre en ce moment. Sur l'une d'elles, je répète une autre des expériences de Magendie, celle qu'il fit à l'aide de la noix vomique. Nous nous servons d'acétate de strychnine: les effets sont les mêmes. Voici les convulsions qui commencent à se manifester au bout de très-peu de temps: et il est facile de voir qu'elles n'ont lieu que dans un des deux membres postérieurs, celui dont les racines antérieures sont intactes. Les expériences de Müller furent répétées par Retzius, Thomson, Stannius, etc., et les résultats obtenus furent les mêmes.

Mais toutes ces expériences n'avaient eu un plein succès que sur des animaux très-éloignés de l'Homme, et, malgré les faits antérieurs de Magendie, bien des physiologistes hésitaient encore à admettre que ces résultats fussent applicables aux Vertébrés supérieurs. Panizza, en 1834, réussit complétement à reproduire sur des Mammifères les résultats que Magendie avait fait connaître, et qui n'avaient jamais offert une entière netteté chez ces animaux, entre les mains des autres expérimentateurs. Il coupa sur des Chevreaux les racines postérieures des nerfs d'un des membres de derrière, et les racines antérieures de l'autre côté; il détermina ainsi une paralysie totale de la sensibilité dans le premier membre, et dans l'autre une paralysie du mouvement. Tous les doutes étaient cependant bien loin d'être dissipés, lorsque M. Longet fit connaître ses propres expériences (1840 et 1841). Ces expériences, instituées sur des Mammifères (Chiens adultes), furent répétées tant de fois avec un succès

constant, et les résultats étaient si décisifs, que la question put être dès lors considérée comme définitivement jugée. M. Longet, dans une première série d'expériences, applique les deux pôles d'une pile faible à l'extrémité libre d'une racine antérieure coupée transversalement, et il constate des contractions limitées aux muscles auxquels cette racine fournit des rameaux. Mais il excitait en vain l'extrémité libre d'une racine postérieure également coupée : il n'y avait aucune contraction. D'autre part, M. Longet excite avec la même pile faible les extrémités adhérentes ou centrales des racines des nerfs. L'excitation de l'extrémité adhérente de la racine antérieure ne produit aucun mouvement, ni dans le tronc, ni dans le train antérieur de l'animal ; tandis que, dès que les pôles sont mis en contact avec l'extrémité adhérente d'une racine postérieure, l'animal est agité par des mouvements convulsifs dénotant les plus vives douleurs.

Ainsi, tous les travaux entrepris depuis Magendie sur les fonctions des racines des nerfs ont établi sur des bases inébranlables cette proposition capitale : à savoir, qu'il y a des fibres nerveuses particulières destinées à transmettre aux centres nerveux les diverses impressions périphériques, et que d'autres fibres très-distinctes sont chargées de propager jusqu'aux muscles les excitations motrices. Heureusement pour le physiologiste, ces deux sortes de fibres naissent isolément de la moelle épinière, sous forme de deux racines qui se réunissent ensuite pour former un nerf mixte : sans cela, il eût été bien difficile d'arriver jamais à des notions quelque peu nettes sur ce point si important de physiologie. Du reste, grâce à cette disposition, on peut aussi étudier les deux ordres de fibres au point de vue ana-

tomique, pour chercher si elles ne présentent pas, sous ce rapport, quelques caractères différentiels bien tranchés.

Chez les Vertébrés, les racines des nerfs offrent une disposition qui varie peu. Chez l'Homme, les racines sont, comme vous le savez, formées chacune de plusieurs filaments écartés les uns des autres au point où ils se séparent de la moelle, et se rapprochant ensuite de façon à former un seul faisceau pour chaque racine. Une différence assez importante entre les deux racines, différence que nous retrouvons chez tous les Vertébrés, c'est que la racine postérieure traverse un ganglion, le ganglion spinal, avant de se réunir à la racine antérieure. C'est au delà de ce ganglion qu'a lieu la réunion des deux racines, et on les voit se mêler par une sorte d'intrication de leurs fibres, de telle sorte que, dans le nerf mixte, il n'est plus possible de distinguer les fibres sensitives des fibres motrices.

C'est là, à quelques minimes différences près, la disposition que présentent les racines chez tous les Mammifères. Trouve-t-on entre les deux sortes de racines d'autres traits distinctifs que celui qui est fourni par l'existence du ganglion spinal sur la racine postérieure? Chez les Mammifères, chez l'Homme surtout, et si l'on considère principalement les racines des nerfs destinés aux membres antérieurs, les racines postérieures sont plus volumineuses que les antérieures. Cette différence, qui est due à ce que les racines postérieures contiennent plus de fibres que les antérieures, n'a évidemment aucune signification relativement aux propriétés physiologiques des fibres nerveuses. Une autre différence, qui aurait peut-être plus d'importance si elle était constante, c'est celle qui a été signalée par MM. Bidder et Volkmann. Ces histologistes ont cru pouvoir affirmer

que les fibres des racines postérieures sont plus grêles que celles des racines antérieures. Or, le fait, énoncé d'une façon absolue, est certainement inexact. Chez les Vertébrés supérieurs on trouve, il est vrai, plus de fibres grêles dans certaines racines postérieures que dans les antérieures; mais, comme l'a indiqué M. Reissner (de Dorpat), ce n'est pas un caractère commun à toutes les racines postérieures, et, de plus, il est non moins réel que l'on rencontre, dans les deux ordres de racines, des fibres larges et des fibres grêles. La ténuité des fibres n'a donc aucune relation étroite avec la fonction de ces éléments anatomiques.

Ce que nous venons de dire des animaux supérieurs s'applique-t-il à toute la série des Vertébrés? C'est ce qu'il nous faut voir rapidement, et, pour ce qui concerne la disposition anatomique, vous n'aurez qu'à examiner les préparations qui sont placées sous vos yeux.

Nous n'avons rien à ajouter pour les Mammifères, car tout ce que nous avons dit plus haut de l'Homme s'applique aux animaux de cette classe; je passe donc aux Oiseaux. Chez les Oiseaux, les racines offrent une disposition très-analogue à celle que nous avons observée chez les Mammifères. Elles naissent de même par plusieurs filaments, mais ces filaments se réunissent assez promptement en un seul faisceau. La racine postérieure traverse un ganglion qui paraît relativement au moins aussi volumineux que chez les Mammifères, et la coalescence des deux racines a lieu immédiatement au delà du ganglion. Il y a évidemment, chez les Oiseaux, mélange par intrication des fibres des deux racines, lorsqu'elles se réunissent pour former le nerf mixte. Il n'y a pas une différence très-saillante entre les deux racines sous le rapport du volume; mais cependant il m'a

semblé, au moins chez le Pigeon, que les racines postérieures sont un peu plus volumineuses que les antérieures. J'ai examiné attentivement les fibres des deux sortes de racines ; et, de cet examen, il est résulté pour moi que les fibres des racines postérieures ont un diamètre égal, en moyenne, à celui des fibres des racines antérieures.

On a cherché à savoir si les racines des nerfs chez les Oiseaux ont les mêmes attributs fonctionnels que chez les Mammifères. M. Schiff avait fait quelques expériences sur des Chouettes ; il avait constaté facilement que les racines antérieures sont motrices; mais il n'avait rien obtenu de clair, relativement à la sensibilité.

M. Armand Moreau a institué sur des Oies des expériences qui l'ont conduit aux mêmes résultats que ceux qu'ont donnés les expériences sur les Mammifères.

J'ai fait aussi des expériences du même genre sur des Pigeons. Il m'a été assez facile de reconnaître que les racines antérieures sont motrices, et les postérieures, sensitives. Toutefois les résultats sont bien moins accusés que chez les Mammifères. Les racines paraissent chez les Oiseaux, contrairement à ce qui a lieu chez les Mammifères, moins excitables que les troncs nerveux. Il y a aussi une différence des plus marquées entre l'excitabilité des racines, des postérieures par exemple, et l'excitabilité de la face postérieure et des faces latérales de la moelle. La moindre excitation mécanique de ces régions de la moelle détermine immédiatement un brusque sursaut de l'animal, tandis que très-souvent il faut insister sur l'excitation des racines postérieures pour donner lieu à une réaction quelconque. Cependant, je le répète, il n'est pas douteux que ces racines ne soient sensitives et exclusivement sensitives. La piqûre ou

le froissement à l'aide d'une épingle m'ont donné des résultats très-évidents. On peut constater de même que le ganglion spinal est sensible, et que la racine antérieure est motrice.

Il y a ici un intérêt tout particulier dans la constatation des fonctions des racines. En effet, les études que M. Jacubowitsch a faites sur la moelle épinière, et dont je vous parlerai plus tard, l'ont conduit à admettre que les cellules de la substance grise affectent chez les Oiseaux une disposition inverse de celle qu'elles présentent chez les Mammifères. Chez les premiers, les cellules sensitives seraient placées dans la région antérieure de la substance grise, et les cellules motrices dans la région postérieure. Il suivrait de là que les racines postérieures, chez les Oiseaux, seraient motrices, et les racines antérieures, sensitives. Or, l'expérimentation montre qu'il n'en est rien; et vous avez là un exemple qui vous prouve de la façon la plus nette que les données anatomiques n'acquièrent une valeur réelle, dans ces sortes de recherches, que lorsqu'elles ont reçu la consécration physiologique. Et de plus, vous devez bien vous rappeler ce fait, pour le moment où il s'agira de savoir jusqu'à quel point est légitime la classification physiologique que MM. Owsjannikow et Jacubowitsch ont fondée sur leurs travaux histologiques.

Chez les Reptiles ordinaires, il n'y a rien de spécial à signaler.

Chez les Batraciens, nous trouvons encore deux racines, comme chez les animaux supérieurs; mais chaque racine est formée par un seul cordon radiculaire, au lieu d'être formée par la réunion de plusieurs radicules. Les deux sortes de racines des nerfs des membres postérieurs n'of-

frent pas une différence de volume bien appréciable. Peut-être les racines antérieures sont-elles un peu plus volumineuses que les postérieures, cependant le fait ne m'a pas paru certain. La racine postérieure des nerfs brachiaux est au contraire plus grosse que la racine antérieure. Nous avons peu de chose à ajouter à ce que nous avons dit des fonctions des racines chez ces animaux. Il faut noter seulement que chez ces animaux, comme chez les Oiseaux, les racines postérieures sont bien moins excitables que les régions postérieures de la moelle épinière.

Les Poissons méritent de nous arrêter un peu plus longtemps. Les racines naissent en apparence de la moelle par un seul faisceau, mais, au moins chez certains Poissons, on les voit provenir en réalité de plusieurs filaments très-courts qui se réunissent avant de traverser la pie-mère spinale. Déjà MM. Stannius et Wagner avaient institué des expériences sur les Poissons et avaient obtenu des résultats semblables à ceux qu'ont produits les expériences sur les Mammifères; mais c'est surtout entre les mains de M. Moreau que les expériences ont été bien décisives. Ce dernier observateur a constaté que chez certains Poissons, la Raie bouclée (*Raia clavata*, L.), la Torpille (*Torpedo*), la Touille (*Squalus cornubicus*), par exemple, ces nerfs naissent de la moelle par deux racines, comme d'ordinaire, mais qu'au delà du ganglion, les fibres des deux racines ne s'intriquent pas comme dans les classes supérieures. Les deux racines continuent très-longtemps leur trajet côte à côte sans se mêler. Cette disposition remarquable a permis à M. Moreau de faire des expériences sur les nerfs eux-mêmes, puisque chaque nerf se compose de deux cordons accolés, l'un qui est la continuation directe et

exclusive de la racine antérieure, l'autre, de la racine postérieure. Du reste, les résultats de ces expériences ont été conformes à ce qui a été constaté chez les autres Vertébrés.

J'ai étudié aussi la disposition des racines des nerfs chez les Poissons. Chez la Raie, on voit les deux racines s'accoler au delà du ganglion, mais sans se mêler. Au niveau même du ganglion, il semblerait qu'un petit rameau venu de la racine antérieure se jette dans le ganglion lui-même. Mais en le suivant avec soin, on voit qu'il n'est qu'accolé au ganglion, et on le retrouve en arrière du ganglion, se dirigeant vers les muscles voisins : probablement il reçoit quelques fibres venant de la racine postérieure. On peut suivre la ligne de séparation des deux racines jusqu'à plus d'un centimètre au delà du ganglion, et alors elles s'accolent très-intimement. Je n'ai pas pu arriver à me convaincre qu'elles n'étaient là qu'accolées sans la moindre intrication.

Il n'est pas prouvé, en tout cas, que cette disposition anatomique se retrouve chez tous les Poissons. Je suis au contraire disposé à croire qu'elle n'existe guère que chez les Sélaciens. Sur le Congre (*Murœna conger*, L.), j'ai examiné le mode d'origine et d'union des racines; et l'examen, tant à l'œil nu qu'à l'aide du microscope, montre qu'il y a réellement fusion, intrication des deux racines. Ici encore, on retrouve un filet nerveux qui naît de la racine antérieure au niveau du ganglion; pour mieux dire, ce filet se sépare de cette racine en deçà même du point où elle vient s'accoler au ganglion. Il s'unit à un autre filament émané de la racine postérieure et forme un cordon grêle qui se dirige en arrière. Je mentionne ce fait surtout parce qu'il montre un exemple d'un filet nerveux

naissant des racines avant leur réunion et en deçà même du ganglion spinal.

La grande loi des fonctions des racines spinales est ainsi établie pour tout l'embranchement des Vertébrés, et nous devons maintenant examiner si nous trouvons des faits du même genre chez les Invertébrés. Ce n'est que vers 1833 que, sur l'invitation de Ch. Bell, G. Newport s'occupa du système nerveux des Invertébrés. Ses études portèrent d'abord sur la chaîne ganglionnaire du Homard (*Astacus marinus*), et montrèrent que cette chaîne consiste de chaque côté en deux cordons longitudinaux et superposés. Sur le trajet du cordon inférieur existent des ganglions; le faisceau supérieur n'en présente point; les deux cordons supérieur et inférieur ne se réunissent par aucun filament nerveux, ils sont simplement superposés. De chacun de ces cordons partiraient des racines nerveuses, les unes du cordon supérieur, les autres des ganglions du cordon inférieur. Ces deux racines, du reste, ne tarderaient pas à se réunir en un seul nerf. Cette disposition inspira à Newport une assimilation que vous comprenez déjà. Pour ce physiologiste, le cordon supérieur donne naissance à des racines motrices qui sont les analogues des racines antérieures, le cordon inférieur ganglionnaire donne naissance à des racines sensitives.

Il constata bientôt une disposition du même genre chez les Arachnides (*Scorpio Europæa*), chez des Myriapodes, tels que la *Scolopendra morsitans*, et chez des Insectes (*Carabus*, *Sphinx ligustri*). Si ce fait avait été bien prouvé, si la racine fournie par le cordon inférieur était réellement sensitive, et celle fournie par le cordon supérieur motrice, nous aurions sous les yeux un système nerveux très-

analogue à celui des Vertébrés; seulement la position réciproque des cordons centraux et des racines chez les Invertébrés serait pour ainsi dire renversée; et l'on aurait là une donnée qui pourrait être invoquée à l'appui des idées de Geoffroy Saint-Hilaire. On sait, en effet, que cet illustre naturaliste considérait les Invertébrés comme des Vertébrés complétement retournés, le dos représentant le ventre et réciproquement.

Valentin fit sur l'Écrevisse (*Astacus fluviatilis*) des recherches anatomiques qui confirmèrent celles de Newport, et il tenta même quelques expériences. Plus tard, des recherches du même genre furent entreprises par M. Longet sur la Langouste (*Palinurus quadricornis*). M. Longet dit avoir reconnu l'exactitude des descriptions anatomiques données par Newport et M. Valentin. Il s'attacha surtout d'ailleurs à instituer des expériences propres à fournir une détermination précise du siége de la sensibilité et de la motricité dans le système nerveux. Il fendait supérieurement l'enveloppe calcaire, et mettait ainsi à nu la chaîne ganglionnaire dans sa portion abdominale; puis il irritait successivement les racines nerveuses, les cordons interganglionnaires et les ganglions.

Trois racines sortent de chaque côté d'un ganglion ou d'un cordon interganglionnaire. M. Longet fit d'abord porter son excitation sur celle qui sortait visiblement du faisceau supérieur. L'animal ne donna aucun signe de douleur, mais des contractions locales très-violentes éclatèrent; l'excitation des deux autres racines ne produisit que fort peu de contractions, tandis que l'animal donna des signes manifestes de douleur. Cependant M. Longet n'attribue pas à cette expérience une importance capitale

et décisive. Il nous avertit qu'il n'y a eu peut-être que coïncidence entre l'excitation des deux racines et une souffrance éprouvée par l'animal mutilé. Toutefois un fait anatomique rendrait, d'après M. Longet, ce résultat expérimental plus significatif, c'est l'existence d'un petit renflement sur une des deux dernières racines, renflement qui pourrait être assimilé au ganglion spinal des Vertébrés.

Portant ensuite les excitations sur les cordons interganglionnaires et sur les ganglions, M. Longet a constaté que l'excitation mécanique d'un des ganglions avec la pointe d'une lancette détermine une vive douleur, qui se traduit par les efforts que fait l'animal pour échapper. La section des faisceaux interganglionnaires, de manière à former un bout caudal et un bout céphalique, a aussi fait bondir l'animal. Mais le phénomène sur lequel M. Longet appelle surtout l'attention, c'est la paralysie de toute la partie du corps qui se trouvait en arrière de la section : cette paralysie semblerait prouver, dit M. Longet, que chez les Invertébrés chaque ganglion ne travaille pas isolément, comme beaucoup de physiologistes l'admettent, mais que la force nerveuse s'y propage, comme chez les animaux supérieurs, dans un sens centrifuge. Enfin, l'excitation de la face supérieure du bout caudal donna lieu à quelques contractions, tandis que l'excitation de la face inférieure ou ganglionnaire ne produisit aucune contraction. Il résulterait, suivant M. Longet, de ces expériences, que chez les Annelés, comme chez les Vertébrés, il existe un appareil nerveux sensitif et un appareil nerveux moteur distincts, qui conduiraient, comme chez les animaux supérieurs, l'action nerveuse dans un sens inverse.

J'ai cherché aussi à vérifier par moi-même les divers résultats que je viens d'exposer. C'est sur l'Écrevisse (*Astacus fluviatilis*) que mes études ont porté. Il n'y a en général que deux nerfs qui se détachent de la chaîne ganglionnaire abdominale, au niveau même de chaque ganglion. Or, ces deux nerfs naissent évidemment du ganglion même, et chacun d'eux est simple dès son origine; il n'y a rien par conséquent qui puisse rappeler les deux racines de chaque nerf rachidien. Ces deux nerfs dont il s'agit ne traversent aucun renflement ganglionnaire pouvant être comparé à un ganglion spinal : ils poursuivent leur trajet sans se réunir l'un à l'autre, et vont donner des filaments et des fibres aux diverses parties auxquelles ils sont destinés. L'un d'eux naît du ganglion sur un plan supérieur au lieu d'origine de l'autre; mais assurément on ne saurait voir là un indice quelconque d'une disposition analogue à celle des racines des nerfs rachidiens.

Quant aux filets qui prennent origine au niveau des connectifs, et qui ne portent non plus aucun renflement ganglionnaire, ils naissent certainement de ces connectifs eux-mêmes au voisinage et en arrière d'un ganglion : leurs fibres se dirigent d'ordinaire vers ce ganglion; quelques-unes cependant suivent le connectif correspondant en sens inverse et se portent vers le ganglion situé en arrière de leur point d'origine.

Je ne parlerai pas ici des effets de la section transversale de la chaîne transversale chez les Articulés; j'y reviendrai plus tard. Je ne m'occuperai que des résutlats produits par l'excitation mécanique des diverses régions du système nerveux central et par celle des filets nerveux qui

naissent des ganglions. Or, il m'a été impossible de constater une différence bien précise entre les divers cordons nerveux qui naissent de chaque côté de la chaîne ganglionnaire. En ce qui concerne, par exemple, les deux nerfs qui prennent origine du même côté d'un ganglion, ils m'ont paru tous les deux sensibles, et tous les deux moteurs. Leur excitabilité sensitive est égale, ou m'a semblé telle; elle est certainement moindre que celle des parties constitutives de la chaîne ganglionnaire. Pour celle-ci, je l'ai trouvée douée de sensitivité dans toute son étendue, aussi bien au niveau des ganglions qu'au niveau des connectifs. J'ai tenté de toutes façons de rechercher si la face supérieure de la chaîne ganglionnaire diffère de la face inférieure relativement à la sensibilité ou à la motricité, et je dois dire qu'ici encore, il m'a été impossible de constater une différence quelque peu tranchée.

En un mot, mes recherches anatomiques et expérimentales ne me permettent pas d'adopter les idées de Newport sur la constitution et les fonctions des diverses parties de la chaîne ganglionnaire et des nerfs des Crustacés.

Je n'ai pas fait d'études suivies sur la structure et la physiologie du système nerveux des Insectes, aussi ne puis-je qu'exposer, sans les discuter, les recherches très-intéressantes qui ont été entreprises dans ces divers temps sur ces animaux.

M. Faivre a institué des expériences analogues à celles de Newport, sur un Coléoptère, le Dytique (*Dytiscus marginalis*). Il a constaté que l'excitation de la face supérieure du ganglion prothoracique provoque des mouvements sans déterminer aucune manifestation de douleur.

Une lésion plus profonde faite avec une épingle enfoncée d'avant en arrière, parallèlement à la face supérieure du ganglion, produit une paralysie persistante du mouvement, sans altérer la sensibilité.

L'excitation portée sur la face inférieure donne lieu à des phénomènes de sensibilité, sous forme de mouvements généraux. Une blessure, même très-légère, produit immédiatement une double paralysie de la sensibilité et du mouvement. Les résultats de l'expérience sont les mêmes pour chaque ganglion, mais ils sont surtout marqués pour le ganglion sous-œsophagien dont la face inférieure offre une sensibilité extrêmement vive. Quant aux connectifs, ils ont paru à la fois sensibles et excitables.

M. Faivre a constaté que les nerfs, chez les Insectes, naissent par une seule racine qui sert à la fois au mouvement et à la sensibilité. Ce n'est que dans les parties centrales, dans la chaîne ganglionnaire, que se fait le travail de séparation entre les éléments moteurs et les éléments sensitifs.

Les recherches de M. Faivre semblent confirmer, en partie du moins, les travaux de Newport sur le siége de la sensibilité et de la motricité chez les Insectes. Mais ce que j'ai vu chez les Crustacés m'empêche d'appliquer à l'ensemble des Articulés les résultats obtenus par M. Faivre. Du reste, c'est là un sujet qui n'a été, il faut le savoir, qu'effleuré jusqu'ici ; et, avant d'établir une généralisation, il nous faut attendre que la physiologie ait enregistré une série étendue de faits expérimentaux.

Relativement aux Mollusques, on ne sait encore presque rien sur le sujet qui nous occupe. Les nerfs naissent des ganglions par une seule racine, et ils sont, à la fois, sensi-

tifs et moteurs. Leur excitabilité est d'ailleurs très-manifeste, comme on peut le constater sur les nerfs pédieux de l'Escargot (*Helix pomatia*) ou sur les nerfs palléaux d'un Peigne (*Pecten*). Il est impossible de constater une différence entre les deux faces ou les bords d'un ganglion, sous le rapport de la sensibilité ou de l'excitabilité motrice. Un fait signalé par M. Sharpey mérite d'être mentionné ici. Ce savant anatomiste a reconnu dans les nerfs destinés aux bras des Poulpes une constitution très-remarquable. Deux cordons parcourent ces bras, accolés l'un à l'autre : l'un présente des renflements ganglionnaires de distance en distance, l'autre n'a pas de ganglions ; et c'est du premier que naissent les nerfs qui se rendent aux ventouses situées sur les bras, tandis que l'autre est peut-être chargé spécialement de fournir des fibres nerveuses aux tissus musculaires. Mais ici encore, ce sont des données dont la signification demande à être éclaircie par de nouvelles recherches.

Ainsi, en résumé, cette séparation si remarquable que nous avons trouvée chez les Vertébrés, entre les fibres sensitives et les fibres motrices, au niveau de leur origine, n'existe plus chez les Invertébrés. Chez ces derniers animaux, les nerfs naissent donc par une seule racine qui contient, entremêlées, les fibres nerveuses de la motilité et celles de la sensibilité. Nous ignorons complétement comment ces fibres se dissocient dans les ganglions qui leur donnent naissance : nous ne les voyons clairement se désunir que vers la périphérie, où les unes vont se rendre à la peau, tandis que les autres se distribuent aux muscles. Nous ne savons même pas d'une façon nette si les deux sortes de fibres que nous reconnaissons à la périphérie sont bien distinctes dès leur sortie des centres nerveux. Espérons

que les efforts si énergiques qui se font de toutes parts, et qui portent sur tous les points de l'anatomie et de la physiologie comparées, auront bientôt comblé ces lacunes.

Je reviens maintenant encore aux racines rachidiennes des Vertébrés pour vous dire quelques mots de l'un des phénomènes observés par Magendie dès ses premières expériences; je veux parler de celui qu'il a désigné plus tard sous le nom de *sensibilité récurrente.*

Vous vous souvenez que lorsque Magendie pinçait la racine antérieure, racine motrice intacte, il déterminait non-seulement du mouvement, mais aussi de la douleur. Ce fait resta sans explication jusqu'en 1839. A cette époque, Magendie revint dans ses cours sur ce sujet. M. Longet, qui assistait à ses leçons, fit quelques recherches sur la sensibilité des racines antérieures, et conçut l'idée que cette sensibilité était communiquée à ces racines par les racines postérieures. Et, en effet, après avoir coupé sur un Chien la racine postérieure, il constata que la racine antérieure avait perdu toute sensibilité. Peu de jours après, Magendie arrivait au même résultat et le communiquait à l'Académie des sciences. Il avait fait encore une autre expérience tout aussi décisive que la précédente. Sur un Chien, il coupait une racine antérieure, la racine postérieure étant intacte, et il constatait que le bout périphérique restait sensible tandis que le bout central était devenu insensible. C'était là complétement le contraire de ce qu'on obtient lorsque l'on fait la même expérience sur une racine postérieure. Dans ce cas, comme vous le savez, le bout central conserve sa sensibilité tandis que le bout périphérique devient complétement insensible.

Ces expériences semblaient ne laisser aucune place au doute sur l'origine de la sensibilité des racines antérieures, et cependant, remarquez à quelles vicissitudes semblent vouées quelquefois les découvertes scientifiques. M. Longet voulut à plusieurs reprises étudier de nouveau ce phénomène, et il échoua si constamment qu'il en vint à nier complétement l'existence de cette sensibilité, et entraîna un grand nombre de physiologistes à partager son opinion. Ce ne fut qu'en 1847 que de nouveaux faits furent publiés, qui établissaient d'une façon définitive la réalité de ce phénomène. Magendie et M. Cl. Bernard, en se plaçant dans les conditions dans lesquelles la sensibilité récurrente avait d'abord été constatée, arrivèrent facilement à la retrouver. Nous avons fait et vu faire bien des fois l'expérience, et nous avons ainsi pu nous assurer par nous-même de l'importance des conditions suivantes, qui ont été signalées par ces physiologistes comme les plus favorables au succès de la recherche. Il faut laisser reposer l'animal quelque temps, deux ou trois heures, après l'ouverture du canal vertébral, afin que l'épuisement nerveux produit par la douleur de l'opération ait eu le temps de se dissiper. Cet épuisement peut aller si loin que j'ai vu, dans des circonstances de ce genre, la sensibilité à peu près abolie dans toutes les régions du corps. Les excitations les plus violentes des parties superficielles ou profondes ne provoquaient plus la moindre réaction. En second lieu, il faut opérer sur des animaux aussi vigoureux que possible, et sur des racines antérieures assez volumineuses. Enfin, il faut éviter, autant qu'on le peut, de faire subir des pertes de sang considérables, ou des douleurs trop prolongées; car on court ainsi le risque d'affaiblir beaucoup,

et pour longtemps, l'animal, et d'annihiler ainsi, d'une façon plus ou moins durable, la sensibilité des racines antérieures.

Lorsqu'on se place dans ces conditions, on peut constater à coup sûr que les racines antérieures sont sensibles, ainsi que l'avait indiqué Magendie, et que leur sensibilité est liée à l'intégrité des racines postérieures. On constate aussi, comme nous l'avons dit encore, qu'après la section transversale d'une racine antérieure, c'est le bout périphérique qui demeure seul sensible, de sorte que les éléments empruntés par cette racine à la racine postérieure remontent du nerf mixte vers la moelle, sont récurrents, et c'est pour cela que Magendie a nommé le phénomène dont il s'agit *sensibilité récurrente.*

Mais où a lieu la récurrence des fibres émanées des racines postérieures et destinées aux racines antérieures? La première idée qui devait se présenter, c'était que le passage des fibres sensitives dans les racines antérieures se fait au point de jonction des deux racines. Pour juger de la valeur de cette hypothèse, Magendie coupa le tronc nerveux à cinq ou six lignes au delà du point de fusion des deux racines. Si la sensibilité était due à des fibres nerveuses rétrogradant en ce point, il est clair qu'une section ainsi faite devait respecter les fibres rétrogrades et laisser intacte la sensibilité récurrente. Or, il n'en est rien ; la racine antérieure dans ce cas perd toute sa sensibilité, et l'on doit en conclure rigoureusement que le lieu où les fibres sensitives rebroussent chemin en s'accolant aux fibres motrices est situé au delà de ce point. Magendie s'était demandé si l'on ne pourrait pas expliquer la sensibilité récurrente par des anses terminales unissant les extrémités des fibres mo-

trices à celles des fibres sensitives. Mais il était, disait-il, loin de croire que cette explication fût admissible. Il eût rejeté plus catégoriquement encore cette hypothèse, s'il avait pu savoir que les anses terminales qu'on admettait de son temps n'existent que très-exceptionnellement, si même elles existent réellement. Mais alors où trouver la communication? M. Cl. Bernard admet que les fibres nerveuses sensitives commencent à rétrograder dans des points variables, suivant les nerfs, et à une distance plus ou moins grande du ganglion. M. Schiff se range aussi à cet avis, et il s'appuie sur des observations histologiques très-intéressantes. Après avoir coupé une racine postérieure au delà du ganglion, il a examiné la racine antérieure correspondante au bout de plusieurs jours, et il a constaté que cette racine contenait des fibres nerveuses altérées en rapport avec le névrilème de ses faisceaux. Or, comme nous l'enseignent les travaux remarquables de M. Waller, travaux sur lesquels j'appellerai votre attention plus tard, ces fibres nerveuses altérées ne peuvent être que des fibres émanées de la racine postérieure, et que la section de cette racine a séparées de leur centre trophique, c'est-à-dire du ganglion spinal. Lorsque l'on coupe transversalement une racine antérieure, vers le milieu de sa longueur, le bout périphérique s'altère, ainsi que nous le verrons plus tard ; mais il y a toujours quelques fibres qui échappent à l'altération, et ce sont évidemment les fibres sensitives récurrentes accolées aux fibres motrices de la racine. Dans le travail que nous avons fait, M. Philipeaux et moi, sur la régénération autogénique des nerfs, nous avons cité des faits du même genre, relatifs surtout au nerf hypoglosse. J'ai constaté des résultats tout à fait semblables en ce qui concerne le

nerf facial. On sait que le bout périphérique de ces nerfs coupés transversalement reste sensible. Eh bien ! toujours nous avons trouvé, dix ou quinze jours après l'opération, un petit nombre de fibres nerveuses tout à fait saines, au milieu des fibres altérées du bout périphérique, et les fibres saines étaient évidemment, du moins en partie, des fibres sensitives récurrentes, car le pincement du bout périphérique déterminait de la douleur. Ainsi il me paraît certain que la sensibilité récurrente des racines antérieures et des nerfs moteurs en général est due à des fibres sensitives qui remontent vers la moelle en s'accolant aux fibres motrices de ces racines et de ces nerfs.

Tous les physiologistes n'admettent cependant pas cette explication. M. Brown-Séquard invoque les expériences de M. Matteucci, qui a montré que des nerfs placés sur un muscle éprouvent une excitation chaque fois que le muscle entre en contraction, et il pense qu'il doit en être de même des fibres sensitives qui sont, à l'état normal, contenues dans le muscle. Or, lorsque l'on pince le bout périphérique d'une racine antérieure, on détermine une vive contraction des muscles qui en reçoivent des fibres nerveuses, et les fibres sensitives qui se trouvent dans ces muscles sont excitées, et il y a une douleur plus ou moins vive. Il y aurait là des phénomènes plus ou moins analogues à ceux de la crampe. Cette hypothèse est certainement ingénieuse ; mais l'observation directe ne nous permet pas de l'adopter. En effet, lors de l'excitation d'une racine antérieure, il peut arriver, ainsi que je l'ai vu, que l'animal donne des signes bien accusés de douleur, alors que la contraction musculaire produite est des plus faibles. Ce n'est donc pas dans des résultats indirects de la contraction

musculaire qu'il faut aller chercher la raison du phénomène qui nous occupe.

M. Gubler s'est placé à un autre point de vue. Pour lui la récurrence serait un phénomène de sensation réflexe. Il admet que les centres et les cordons nerveux forment par leur ensemble un véritable circuit nerveux. L'influx nerveux ne serait pas le même dans toute l'étendue du cercle qu'il parcourt, et il pourrait se modifier en passant de l'un à l'autre des cordons nerveux. De même que le courant électrique entravé dans sa marche se transforme en chaleur et en lumière, de même un courant nerveux centrifuge, arrivé à l'extrémité d'un rameau moteur, peut se métamorphoser en influx centripète et revenir vers le centre par les nerfs sensitifs. M. Gubler suppose que cette transformation se ferait à la périphérie par l'intermédiaire de cellules semblables à celles de la substance grise de la moelle, cellules qui se trouveraient dans la peau et dans le tissu cellulaire sous-cutané, et qui représenteraient une sorte de *moelle diffuse* et *dissociée*. Cette explication ne me paraît pas admissible, quelque séduisante qu'elle puisse paraître au premier abord. D'abord elle est inutile, puisqu'on peut se rendre compte de la sensibilité récurrente d'une façon bien plus simple et plus naturelle; d'autre part, elle s'appuie sur une hypothèse complexe qui paraît elle-même ne pas reposer sur des bases solides. Rien ne prouve effectivement que certaines fibres des nerfs moteurs se prolongent jusque dans la peau ou le tissu cellulaire sous-cutané (je laisse de côté les fibres qui animent les fibres musculaires lisses); et l'existence des cellules intermédiaires faisant communiquer entre elles les extrémités périphériques des fibres nerveuses est loin d'avoir été dé-

montrée partout. Nous verrons même que le mode général de terminaison des nerfs conduit à considérer cette disposition comme devant être exceptionnelle.

Pour moi, je crois encore, comme je vous l'ai dit, que l'explication indiquée par Magendie, et nettement formulée par M. Cl. Bernard, est tout à fait satisfaisante. Les racines antérieures contiennent quelques fibres sensitives qui proviennent des racines postérieures, mais qui commencent leur trajet récurrent pour remonter vers les racines antérieures et la moelle, en des points d'ordinaire très-éloignés du lieu de réunion des deux racines et plus ou moins rapprochés de la périphérie. Les nerfs moteurs et les racines antérieures sont, de cette façon, doués de sensibilité comme le sont la plupart des autres organes du corps.

La sensibilité récurrente mérite à peine d'être considérée comme un fait de physiologie générale : elle n'existe pas vraisemblablement chez tous les animaux ; on ne peut pas la constater chez les animaux dits à sang froid, chez les Batraciens, par exemple. M. Moreau a tenté en vain de produire des phénomènes de sensibilité récurrente chez des Poissons. Il est certain, d'autre part, que son intensité varie beaucoup dans les différentes classes de Mammifères où on l'a cherchée. J'ai examiné si la sensibilité récurrente existe dans les racines antérieures des nerfs chez les Oiseaux (Pigeons) ; je n'en ai pas trouvé le moindre indice.

La sensibilité récurrente n'en est pas moins un fait très-intéressant, et dont l'étude a permis de dissiper les dernières obscurités relatives au rôle exclusif des racines des nerfs.

Telle est la physiologie des racines spinales des nerfs ;

mais, comme je vous l'ai dit en commençant cette étude, tous les nerfs ne naissent pas de la moelle épinière, il en est qui naissent du cerveau et que l'on a appelés nerfs crâniens. De ces derniers, les uns sont purement sensitifs, comme le nerf olfactif, le nerf optique, le nerf auditif; d'autres sont moteurs, comme le nerf moteur oculaire commun, le nerf pathétique, le nerf moteur oculaire externe, le nerf facial, le nerf hypoglosse, lequel présente cependant une petite racine postérieure ou sensitive chez un bon nombre de Mammifères, et le nerf spinal; enfin d'autres sont mixtes, comme le trijumeau, le pneumogastrique, le glosso-pharyngien.

Je ne dirai rien de particulier sur ces nerfs. Nous ne nous occupons que de la physiologie générale des nerfs : or, les considérations que j'ai déjà exposées, et celle que j'ai encore à développer à ce point de vue, s'appliquent évidemment aux nerfs crâniens de même qu'aux nerfs rachidiens.

HUITIÈME LEÇON.

23 juin 1864.

TERMINAISON DES NERFS.

Terminaison des nerfs dans la peau et dans les membranes muqueuses. — Corpuscules de Meissner. — Corpuscules de Pacini ou de Vater. — Corpuscules de W. Krause. — Terminaison des nerfs dans les muscles. — Plaques motrices terminales de Rouget. — Circulation nerveuse.

Les travaux de Ch. Bell et de Magendie ont fait faire à la physiologie générale des nerfs un immense progrès. Les présomptions heureuses, conçues antérieurement par des esprits supérieurs, relativement à l'existence de nerfs distincts pour la sensibilité et le mouvement, seraient restées ensevelies dans l'oubli le plus profond, si les expériences de ces deux physiologistes ne les avaient remises en lumière : aussi, peut-on dire que ces vues n'avaient eu aucune influence sur la marche de la science. Toutes les fois qu'une grande découverte se produit, dans quelque région scientifique que ce soit, il est rare que l'on n'aille point remuer les

cendres du passé, et qu'on ne parvienne pas à y rencontrer un indice quelconque qui aurait pu mettre sur la voie de cette découverte ; mais il y aurait une injustice évidente à vouloir ainsi diminuer le mérite de ceux qui l'ont faite. C'est donc bien à Charles Bell et surtout à Magendie que nous devons de savoir maintenant que les fonctions de la sensibilité et du mouvement s'exécutent par des fibres distinctes; que ces fibres sont entremêlées les unes aux autres dans les nerfs rachidiens, lesquels sont ainsi des nerfs mixtes; et enfin, que ces fibres sont séparées les unes des autres dans les deux racines de ces nerfs. On sait de plus, aujourd'hui, que les nerfs mixtes contiennent encore un troisième ordre de fibres, les fibres nerveuses de la vie organique, qui proviennent pour la plupart des ganglions du grand sympathique.

Ces fibres ainsi entremêlées dans les nerfs mixtes se séparent à la périphérie ; les fibres motrices vont aux muscles, les fibres sympathiques se rendent surtout aux vaisseaux, aux muscles lisses et aux glandes, et les fibres sensitives se distribuent aux divers organes, mais principalement à la peau.

Comment se fait la terminaison des nerfs? C'est une question dont l'examen peut nous mettre à même de juger de la valeur de certaines hypothèses plus ou moins spécieuses, relatives au mécanisme de l'action nerveuse, et, entre autres, de l'hypothèse de la circulation nerveuse. C'est donc une question d'une haute importance. Aussi, a-t-on entrepris, surtout dans ces dernières années, de très-nombreuses recherches, ayant pour but d'établir avec précision le mode de terminaison des nerfs. Nous ne pourrons pas analyser ces différents travaux, et il faudra nous

borner à en signaler les résultats les plus importants.

Mais auparavant, il convient de faire quelques remarques préliminaires.

Les fibres nerveuses ne présentent, on le conçoit bien, aucune interruption réelle depuis leur origine jusqu'à leur extrémité périphérique. Elles s'accolent les unes aux autres, s'enchevêtrent pour former des plexus, puis se séparent plus loin, et conservent leur identité pendant tout leur trajet. On a, surtout autrefois, imaginé différentes hypothèses qui attribuaient un rôle physiologique spécial aux plexus nerveux. Aujourd'hui, ces hypothèses sont abandonnées, et il est probable que c'est avec raison, car les plexus ne constituent vraisemblablement qu'un simple moyen de distribution des fibres nerveuses.

Si les fibres nerveuses de fonctions différentes restent bien distinctes dans tout leur trajet, on ne peut plus admettre maintenant, comme on le croyait encore naguère, qu'elles demeurent simples d'une extrémité à l'autre. On sait en effet qu'elles se divisent presque toutes, et que le mode et le nombre de leurs divisions varient. Il est probable qu'un grand nombre d'entre elles se bifurquent ou se ramifient même pendant leur trajet de la moelle à la périphérie; mais c'est surtout près de leur terminaison que l'on a observé et étudié leurs divisions. Tantôt les fibres paraissent ne présenter qu'une seule bifurcation ; tantôt les branches de bifurcation se divisent à leur tour, et ces nouvelles divisions peuvent se subdiviser encore deux ou trois fois. D'autres fibres émettent des branches, pour ainsi dire alternes, en nombre variable avant de se terminer ; d'autres fibres enfin, à une certaine distance de leur terminaison, se divisent en une sorte de bouquet de fibres. Toutes ces fibres secondaires

ont un double contour, comme celles qui leur ont donné naissance, et souvent elles ont un diamètre égal, ou à peu près, au diamètre de celles-ci. Il y a d'ordinaire un étranglement plus ou moins marqué de la substance médullaire à l'endroit où une fibre se bifurque; ou bien, lorsqu'il s'agit de branches qui naissent isolément d'une fibre, ces branches peuvent offrir un resserrement de leur substance médullaire au point où elles naissent. Il n'est pas rare de voir une branche de bifurcation d'une fibre nerveuse aller se joindre à une branche d'une autre fibre, et aller se terminer à peu près dans le même point qu'elle, par conséquent à une distance plus ou moins grande du point de terminaison de sa branche congénère.

Nous devons noter aussi qu'un certain nombre de fibres nerveuses semblent ne pas aller jusqu'à la périphérie, mais paraissent remonter vers le centre en formant des arcades à une distance plus ou moins grande de leurs points d'origine. Nous ne voulons pas parler ici de la terminaison en anses, admise par plusieurs auteurs, et dont nous nous occuperons tout à l'heure; nous n'avons en vue que les fibres qui forment des faisceaux récurrents bien manifestes, par exemple celles qui font partie des chiasmas.

Nous citerons en première ligne les fibres qui forment des arcades à la partie postérieure du chiasma des nerfs optiques. Ces fibres, nées du noyau d'origine d'un des nerfs optiques, après avoir atteint le chiasma, longent son bord postérieur et remontent en suivant l'autre nerf optique vers son foyer originel. Ce seraient donc des fibres sans fin, comme on les a appelées. Vont-elles bien d'un des noyaux d'origine à l'autre, comme on l'admet? On n'a peut-être pas assez profité des cas pathologiques d'atrophie d'un des

nerfs optiques pour chercher à résoudre la question. Un fait qui m'a frappé souvent à ce point de vue, et qui est de nature, je crois, à inspirer quelques doutes sur la réalité de la disposition si généralement admise, c'est que l'atrophie des nerfs optiques, qui se produit par suite d'une cécité ancienne, envahit la totalité du chiasma. Or, il semblerait à priori que les fibres en arcade, qui n'auraient, d'après l'opinion reçue, aucune relation directe avec les rétines, et qui relieraient tout simplement l'un à l'autre, à la façon d'une commissure, les foyers d'origine des deux nerfs optiques, il semblerait, dis-je, que ces fibres devraient échapper au travail d'atrophie, d'autant plus que ces foyers ne subissent dans ces cas que très-rarement des altérations appréciables. Il se pourrait donc bien que ces fibres eussent un trajet plus compliqué qu'on ne le croit, et qu'elles eussent des rapports, jusqu'ici méconnus, avec les rétines. L'existence de ces rapports deviendrait encore bien plus vraisemblable si, comme M. Waller est disposé à le croire, le tissu rétinien constituait réellement les centres trophiques des nerfs optiques.

M. Hyrtl, qui a fait une étude particulière de ces faisceaux nerveux à marche récurrente, après avoir énuméré les exemples connus, l'anse du nerf hypoglosse, les arcades nerveuses palmaires et plantaires, celles qui sont formées par les branches antérieures des nerfs spinaux, surtout à la région cervicale, signale encore les anastomoses du nerf hypoglosse gauche avec le nerf hypoglosse du côté droit dans la portion charnue des muscles génio-hyoïdiens. MM. S. Weir Mitchell et G. R. Morehouse ont décrit et figuré une anastomose en forme de chiasma entre le nerf laryngé supérieur d'un côté et celui de l'autre côté, chez une Tortue,

la *Chelonia*. Ce chiasma se trouve en arrière du larynx. Les auteurs que nous venons de citer ont montré que la section d'un seul nerf laryngé n'abolit le mouvement de la glotte, ni de l'un ni de l'autre côté ; il faut, pour abolir le mouvement d'un côté, que l'on coupe non-seulement le nerf correspondant, mais encore le chiasma. M. Jeffries Wyman a fait connaître encore d'autres faits du même genre. Il a trouvé un chiasma des nerfs hypoglosses chez les oiseaux (Autruche, Oie), et il rappelle qu'une disposition semblable des hypoglosses avait déjà été indiquée chez l'Alligator (*Champsa sclerops*) par M. Vogt. M. J. Wyman a, de plus, décrit et représenté un chiasma formé par les nerfs laryngés supérieurs chez des Reptiles (Iguane, Python, Alligator) et des Oiseaux (Ducs, Oies).

Pour tous ces faits, on peut se demander s'il s'agit d'un simple entrecroisement de nerfs homologues sur la ligne médiane du corps, ou bien si quelques-unes des fibres du chiasma, formant une arcade, comme l'indiquent les figures de M. Wyman, sur la ligne médiane, remonteraient de l'extrémité périphérique de l'un des nerfs dans l'autre nerf vers l'extrémité centrale de celui-ci. Je ne puis parler ici que du nerf hypoglosse. S'il y a chez le Chien une anastomose entre les deux nerfs hypoglosses, analogue à celle qui a été indiquée par les divers auteurs que j'ai cités, tout se borne bien certainement à un simple entrecroisement, car dans les très-nombreux cas où, après la section ou l'arrachement d'un des nerfs hypoglosses, j'ai examiné l'autre, jamais je n'y ai trouvé un seul tube nerveux altéré.

Quant à ce qui concerne l'anse de l'hypoglosse et les arcades formées par les branches antérieures des nerfs cervicaux, rien ne démontre que l'extrémité des fibres récur-

rentes se prolonge jusqu'à la moelle épinière; je suis très-porté à penser, avec M. Cruveilhier, que ces fibres rebroussent chemin à un certain moment, se dirigent de nouveau dans un sens centrifuge et présentent une extrémité réellement périphérique comme les autres fibres. Des recherches faites par la méthode de M. Waller pourraient seules d'ailleurs élucider définitivement ce point d'anatomie physiologique.

La terminaison des nerfs ne peut pas être étudiée d'une façon générale, car, ainsi que nous allons le voir, elle ne se fait pas tout à fait de même dans les muscles et dans les organes de la sensibilité. Nous examinerons donc d'abord le mode de terminaison des nerfs sensitifs, puis celui des nerfs moteurs.

A. — *Nerfs sensitifs ou centripètes.* — Les nerfs sensitifs se rendent à la peau et aux membranes muqueuses, aux organes des sens, aux muscles et aux autres organes plus ou moins doués de sensibilité. Voyons d'abord la manière dont ils se terminent dans la peau.

La première idée qu'on se fit de la terminaison des nerfs d'après les études microscopiques, ce fut que les nerfs se terminent en anses ou en arcades. Les recherches faites depuis lors rendent l'existence de cette sorte de terminaison de moins en moins probable.

Parmi les histologistes modernes, les uns veulent que les nerfs cutanés se terminent par des réseaux ; les autres, par des extrémités libres.

Les nerfs cutanés arrivés au voisinage de la peau ou dans son épaisseur même, se divisent, se subdivisent, et les

ramifications ainsi formées communiquent les unes avec les autres en formant un réseau à mailles plus ou moins étroites. Certains auteurs n'ont pas hésité à faire de ces réseaux un des modes de terminaison des nerfs sensitifs. M. Jacubowitsch, par exemple, adopte pleinement cette manière de voir, et, pour lui, les fibres motrices viennent concourir avec les fibres sensitives à former ces réseaux périphériques. M. Lionel S. Beale considère également ces réseaux comme constituant une terminaison périphérique pour les nerfs sensitifs.

Il faut pourtant remarquer que ces réseaux sont encore très-éloignés de la surface sensitive de la peau, et que de ces réseaux se détachent des fibres nerveuses qui se rapprochent davantage de cette surface. Comment savoir, par conséquent, s'il y a une seule fibre qui se termine réellement dans ces réseaux? M. Beale, d'ailleurs, n'est pas absolument explicite sur ce point. Il poursuit les fibres nerveuses au delà de ce premier réseau, et soit qu'elles gardent leur double contour, soit qu'elles se réduisent au filament axile, il leur fait former un autre réseau plus voisin de la périphérie, et c'est là qu'elles se termineraient définitivement. Suivant lui, les fibres nerveuses se mettent en rapport, dans cette partie de leur trajet, avec des corpuscules que l'on nomme d'ordinaire des noyaux, mais que cet anatomiste considère comme des masses de matière germinale, destinées à fournir les matériaux de l'accroissement et de la multiplication que subiraient incessamment les fibres. Sur ce dernier point, il est d'accord avec M. Jacubowitsch, qui admet aussi que les éléments nerveux périphériques et centraux sont toujours en voie de développement. Ainsi, d'après M. Beale, les nerfs se termineraient en ré-

seaux, et, de plus, chaque fibre nerveuse émanée d'une cellule centrale y reviendrait probablement après avoir fait partie d'un réseau périphérique, de telle sorte qu'il y aurait en définitive de véritables circuits nerveux du centre à la périphérie. Les idées de M. Beale ont été adoptées et développées par un de ses élèves, M. J. V. Caccio, dans un travail spécial sur la distribution des nerfs à la peau de la Grenouille.

Que pouvons-nous dire de ce mélange confus de données exactes et de vues hypothétiques? Il est parfaitement vrai que les nerfs sensitifs forment des réseaux sous-cutanés ou même intra-cutanés. Il est très-réel aussi que, chez certains animaux, chez la Grenouille entre autres, il y a des noyaux plus ou moins volumineux en rapport de contiguïté avec les fibres nerveuses de ces réseaux. Mais où est la preuve que ces noyaux sont des masses de matière germinale? Comment prouve-t-on que les nerfs sont dans un état de développement incessant? Sur quels arguments s'appuie-t-on pour démontrer que les fibres qui constituent les réseaux forment avec les cellules du centre des circuits complets? Quelles raisons sérieuses invoque-t-on pour affirmer que les réseaux en question sont bien des réseaux nerveux terminaux? A toutes ces questions, l'on est surpris de ne pouvoir faire une réponse sérieuse. Pour laisser de côté tout ce qui ne touche pas directement à notre sujet, nous nous en tenons aux réseaux nerveux, et nous nous demandons comment on peut sans hésitation admettre que les nerfs s'y terminent; c'est, du reste, ce qu'on pouvait se demander aussi, à propos des prétendues terminaisons en anses. Quoi! c'est parce que l'on voit les fibres revenir sur leurs pas, entrer dans la composition des faisceaux qui li-

mitent les mailles, qu'on supposera qu'elles se terminent de cette façon ! Mais qui a jamais pu suivre une seule de ces fibres assez loin pour être sûr qu'elle n'a pas ailleurs une extrémité périphérique libre ?

Ainsi, la terminaison des fibres sensitives par des réseaux nerveux périphériques est bien loin d'être démontrée ; et elle semble bien difficilement admissible, lorsque l'on sait que dans un assez grand nombre de points on a vu ces fibres se terminer par des extrémités bien distinctes, en rapport avec de petits appareils particuliers.

On connaît actuellement deux sortes d'organes dans lesquels on a constaté la terminaison de fibres nerveuses sensitives : ce sont les corpuscules du tact et les corpuscules de Pacini.

C'est à MM. Meissner et à R. Wagner que l'on doit les principales notions que l'on possède sur les corpuscules du tact. On trouve ces petits organes dans certaines régions du corps, principalement dans la peau de la paume de la main et surtout de la pulpe des doigts. Si l'on fait une coupe mince et perpendiculaire à la surface de la peau dans ces régions, on reconnaît facilement par l'examen microscopique, surtout si l'on a traité la préparation par l'acide acétique, que tandis que certaines papilles du derme (papilles vasculaires) ne contiennent en général pas de nerfs, mais ne sont parcourues que par des anses vasculaires, d'autres papilles (papilles nerveuses) renferment un petit organe, ellipsoïde d'ordinaire, à grand axe dirigé alors dans le sens de la papille, et offrant des caractères histologiques spéciaux, organe avec lequel une ou plusieurs fibres nerveuses se mettent en rapport. Ce petit organe est

le corpuscule du tact, qu'on nomme aussi corpuscule de Meissner ou de Wagner.

Les anatomistes ne sont pas entièrement d'accord sur la structure de ces corpuscules. Les uns veulent qu'ils soient entièrement solides, bien que composés de deux couches distinctes ; les autres, Meissner et Wagner entre autres, considèrent chaque corpuscule comme une sorte de petit sac contenant une matière homogène, finement granuleuse, à demi fluide. Dans tous les cas, la couche extérieure est membraniforme et offre des stries assez manifestes, transversales et parallèles. Tantôt le corpuscule reçoit une seule fibre nerveuse, tantôt il en reçoit deux ou davantage. Les fibres conservent leur double contour jusqu'au niveau du corpuscule, et on le reconnaît même encore dans une certaine partie du trajet qu'elles parcourent dans la paroi ou dans l'intérieur du corpuscule. On n'a pas encore décidé si les fibres finissent toujours par plonger dans l'intérieur du corpuscule. Toujours est-il qu'elles sont d'abord en rapport avec la paroi, ou bien placées à l'extérieur de cette paroi, comme le veut M. Kölliker, ou bien au contraire, comme le pense M. Meissner, en contact avec sa surface intérieure ; et ce dernier auteur admet que l'apparence de striation transversale de la paroi des corpuscules est due à la direction spiroïde, enroulée, qu'affecteraient les fibres nerveuses à la surface interne de cette paroi. Cette manière de voir est rejetée par plusieurs histologistes, et entre autres, par M. Kölliker qui rattache cette apparence à l'existence de noyaux allongés, situés dans la paroi et dirigés transversalement. Pour lui, les fibres nerveuses auraient un trajet beaucoup plus simple, quoique flexueux en général. Ces noyaux

existent incontestablement, mais leur présence ne suffit peut être pas pour renverser complétement l'opinion de M. Meissner, et il est une circonstance qui paraîtrait même plaider en sa faveur : c'est que, dans les cas d'atrophie des fibres nerveuses sensitives, des séries transversales de fines gouttelettes graisseuses prennent la place des lignes transversales, comme si réellement ces lignes correspondaient à de très-minces tubes nerveux complets et frappés alors, comme les tubes nerveux extérieurs, de dégénérescence graisseuse.

Comment se terminent les fibres nerveuses dans les corpuscules du tact ? Il est bien certain qu'elles ne s'y terminent pas nécessairement en arcades, car un bon nombre de ces corpuscules ne sont en rapport qu'avec un seul tube nerveux. Il est probable que les fibres nerveuses finissent par perdre leurs enveloppes extérieures (gaîne médullaire et gaîne de Schwann), et se réduisent au filament axile, lequel se termine sans doute comme dans les corpuscules de Pacini. M. Jacubowitsch, il est vrai, assure que les fibres aboutissent à des cellules nerveuses comprises dans les corpuscules du tact. Mais il est permis de conserver quelques doutes sur la réalité de cette disposition.

Ces petits organes paraissent être des appareils de renforcement pour les impressions subies par les extrémités nerveuses. Ce qui montre bien qu'ils remplissent un rôle dans les phénomènes de la sensibilité tactile, c'est qu'on les trouve en grande abondance dans les points du corps où cette sensibilité est le plus développée. Ils sont surtout nombreux, en effet, à la face palmaire de la main, surtout, comme je l'ai dit, au niveau de la pulpe des doigts; on en trouve également dans la peau de la pulpe des or-

teils ; ils sont bien moins nombreux dans la peau de la région plantaire du pied. Il y en aussi quelques-uns dans la peau de la face dorsale de la main et du pied, dans celle de l'avant-bras, dans le mamelon, sur certains points des organes génitaux (glands du pénis et du clitoris), et M. Kölliker dit en avoir découvert encore dans la peau modifiée du bord des lèvres et dans les papilles fongiformes de la pointe de la langue. Dans les régions douées d'une sensibilité tactile exquise, le nombre de ces corpuscules est très-considérable, car M. Meissner en a compté cent huit dans l'espace d'une ligne carrée à la face palmaire de la phalange onguéale de l'index.

D'après M. Kölliker, on a trouvé des corpuscules du tact dans la peau de la main du singe (Meissner, W. Krause), dans les papilles linguales de l'Éléphant (Corti), dans le pharynx des oiseaux, où ils ne contiendraient pas de fibres nerveuses (Berlin). C'est dans la peau du pouce de la Grenouille que M. Jacubowitsch a vu la disposition que j'ai rappelée tout à l'heure.

Les organes terminaux de la seconde espèce sont les corpuscules de Pacini, que l'on désigne aussi sous le nom de corpuscules de Vater, du nom du premier anatomiste qui a indiqué leur existence. Ils diffèrent des corpuscules de Meissner par divers caractères et, entre autres, par leur situation. Ils sont en effet placés généralement dans le tissu cellulaire sous-cutané. Ils ont été d'abord trouvés sur le trajet des nerfs collatéraux des doigts. Plus tard, ils ont été signalés par M. Lacauchie dans le mésentère du chat, sur le trajet de fibres sympathiques ; et depuis, on en a vu dans un assez grand nombre de régions. Ainsi, chez l'Homme,

il en existe à la paume de la main, à la plante du pied, à la face dorsale de ces deux parties, à l'avant-bras, au cou ; on en trouve aussi en rapport avec des fibres des nerfs honteux, des nerfs intercostaux, des nerfs des os et des articulations, du nerf sous-orbitaire, des nerfs du bras et de la mamelle, du plexus sacré, enfin, de différents plexus sympathiques. Mais ce n'est pas tout, on a même constaté l'existence de corpuscules de Pacini dans les muscles. Ainsi M. Herbst a signalé leur présence dans des muscles de la jambe chez le mouton et dans les muscles de la queue chez le chat, et M. Lüdden les a observés dans le muscle peaucier du rat.

La structure de ces corps est évidemment plus compliquée que celle des corpuscules de Meissner : pourtant, au fond, ils sont constitués par les mêmes éléments essentiels. Chaque corps de Pacini contient en effet un saccule tout à fait analogue à celui que nous avons vu former le corpuscule de Meissner ; seulement, il est plus grand, plus allongé et revêtu de plusieurs couches concentriques de tissu cellulaire. On voit au centre du pédicule un tube nerveux que l'on suit jusqu'à la paroi du sac, et l'on reconnaît assez facilement que cette paroi se continue avec la gaîne schwannienne du tube nerveux. Le sac est rempli d'une matière un peu granuleuse, molle, et c'est au milieu de cette matière que s'engage la fibre nerveuse. Cette fibre a d'ordinaire perdu sa gaîne médullaire, au moment où elle pénètre dans la cavité et se trouve réduite au filament axile : celui-ci affecte une direction rectiligne, quelquefois flexueuse ; il se bifurque parfois à une distance plus ou moins éloignée de son entrée. Le filament axile ou ses branches de bifurcation se terminent souvent par de petits renflements en forme de boutons.

Nous devons dire cependant que M. Jacubowitsch dit avoir vu, dans les corpuscules de Pacini, puis dans le mésentère du Chat, le cylindre d'axe se terminer au sommet, dans une cellule bien apparente, et dans le nucléole lui-même de cette cellule. Il aurait même constaté parfois l'existence de plusieurs cellules terminales dans un seul corpuscule. Quoi qu'il en soit, les couches de tissu conjonctif qui forment une enveloppe épaisse aux corpuscules de Pacini ne sont pas en contact immédiat ; elles sont séparées les unes des autres par des intervalles qui sont comblés par une matière transparente plus ou moins fluide.

Les corpuscules de Pacini, comme je l'ai déjà dit, ne se rencontrent pas chez l'Homme seulement ; on les trouve chez un grand nombre de Mammifères ; on les a trouvés aussi, comme l'indique M. Kölliker, dans la peau, les membres, le bec et la langue des Oiseaux (Herbst, Will). M. Leydig a donné, dans le journal de Siebold et Kölliker, une description détaillée et des figures très-exactes des corpuscules de Pacini chez le Pigeon.

J'ai eu l'occasion moi-même de les étudier chez les Oiseaux (Pigeon). On en trouve facilement dans la peau qui revêt la base de la mandibule supérieure, au voisinage des capsules des plumes. M. Leydig en a rencontré un nombre considérable, agglomérés sur un faisceau du nerf tibial. Ils ont des dimensions variées, et les plus gros offrent une coloration brunâtre, tandis que les petits sont pâles. La coloration brunâtre disparaît d'ailleurs sous l'influence des acides acétique ou tartrique, ou de la glycérine. Leur forme est la même que celle qu'ils présentent chez les Mammifères. Au centre se voit le saccule

allongé qui contient la fibre nerveuse; la paroi de ce saccule contient des noyaux ellipsoïdes, assez gros. Au lieu d'être enveloppés de lamelles concentriques comme chez l'Homme ou chez le Chat, ce saccule se trouve entouré d'une couche épaisse de substance amorphe, laquelle remplit tout l'intervalle qui le sépare de la capsule extérieure. Celle-ci est assez mince, formée de tissu conjonctif et renferme des noyaux analogues à ceux du saccule intérieur. La substance amorphe est traversée dans tous les sens par d'innombrables fibrilles très-fines, dont une extrémité vient se terminer à la surface interne de la capsule extérieure, tandis que l'autre se termine peut-être à la surface du saccule intérieur. Quant à la fibre nerveuse destinée à chaque corpuscule, elle est, comme chez les Mammifères, réduite au filament axile lorsqu'elle entre dans le saccule intérieur, et s'y termine comme chez ces animaux.

On n'a pas encore trouvé de corpuscules analogues aux corpuscules de Pacini chez les Vertébrés à sang froid. M. Leydig a fait voir que les prétendus corps de Pacini, décrits par M. Mayer de Bonn et par Will, dans le mésentère et le péritoine des Grenouilles, ne sont que des poils enkystés, et que ceux qui ont été signalés par Leidy chez le Boa constrictor sont des Helminthes.

Nous devons rapprocher de ces appareils terminaux trouvés surtout en rapport avec des extrémités de fibres nerveuses cutanées, ceux dont on a découvert l'existence dans des membranes muqueuses.

Dans la conjonctive oculaire des Mammifères, par exemple, on voit de petits corps dans lesquels se terminent certaines fibres nerveuses, et ces corps pourraient être nom-

més, comme le propose M. Fick, *corpuscules de Krause*, du nom de l'anatomiste qui les a fait connaître.

Ici, nous trouvons une structure qui rappelle complétement celle des corpuscules du tact, et, à vrai dire, les corpuscules des membranes muqueuses ne sont que de simples modifications des corpuscules cutanés. Comme l'a montré M. W. Krause, ce sont encore de petits sacs ellipsoïdes, remplis d'une matière à demi-fluide, et ayant une paroi simple qui contient quelques noyaux. Le plus souvent il n'y pénètre qu'une seule fibre nerveuse, quelquefois on voit y entrer deux fibres qui peuvent être, dans certains cas, les branches de bifurcation d'une seule et même fibre. La gaîne extérieure de la fibre nerveuse se confond avec la paroi du saccule; l'enveloppe médullaire cesse d'exister au niveau du point d'entrée, et le filament axile pénètre seul dans la cavité. Il y suit un trajet le plus souvent rectiligne, mais quelquefois flexueux; il peut même s'y pelotonner; d'autres fois, il s'y divise en deux ou trois branches; il se termine vers la partie supérieure de la cavité par une extrémité mousse, parfois renflée.

On a trouvé des corpuscules de cette sorte chez l'Homme, dans la conjonctive, dans la membrane muqueuse des lèvres, de la langue (à la base des papilles filiformes et fongiformes), du voile du palais, du gland du pénis et de celui du clitoris. Il est probable que c'est à ces corpuscules qu'il faut rapporter ceux que M. Kölliker a décrits dans plusieurs de ces régions comme corpuscules de Meissner.

En résumé, nous voyons que l'on a déjà un assez bon nombre de faits qui démontrent que les fibres nerveuses sensitives peuvent se terminer dans la peau et dans les

membranes muqueuses par des extrémités isolées. Assurément il n'y a pourtant en somme qu'un petit nombre de régions où ce mode de terminaison ait été constaté d'une façon bien nette, et les auteurs qui admettent des terminaisons en réseaux ou en arcades peuvent considérer ces faits comme exceptionnels jusqu'à un certain point. Mais lorsque l'on considère la difficulté avec laquelle on trouve les corpuscules terminaux, dès qu'ils sont quelque peu modifiés, on peut croire que la pénurie des faits ne tient pas à une autre cause. Il est probable que dans bien des régions de la peau, les appareils de terminaison s'éloignent, comme netteté d'aspect, des types que l'on connaît bien, et je ne doute pas que l'on n'arrive bientôt, par quelque nouveau moyen de préparation, à mettre l'existence de ces appareils, comme disposition très-répandue, hors de toute contestation.

Je dois vous rappeler ici que dans certains endroits où l'on a décrit les réseaux nerveux cutanés comme des terminaisons nerveuses, on voit bien certainement, comme je l'ai dit, des fibres sortir des faisceaux et l'on reconnaît qu'elles se terminent par des extrémités isolées, après s'être dépouillées de leur gaîne médullaire. C'est ce que j'ai vu très-clairement dans la peau de la Grenouille, dont les réseaux nerveux cutanés ont été décrits par M. Czermak. Je n'ai pas pu toutefois constater d'appareils terminaux.

Il me semble d'ailleurs que la sensibilité si développée de la peau doit trouver son explication ailleurs que dans sa richesse en fibres nerveuses. On sait en effet quelle différence énorme existe entre l'excitabilité de la peau et celle, non-seulement des autres organes, mais des nerfs

eux-mêmes. Les expériences de Volkmann et celles de Marshall-Hall ont montré, avec la plus grande évidence, combien la peau l'emporte sur les nerfs sensitifs pour l'aptitude à déterminer des réactions réflexes. Sur une Grenouille décapitée, ou empoisonnée par la strychnine, le moindre contact d'un point de la peau provoque des convulsions ou des mouvements étendus, tandis qu'on peut quelquefois toucher et même pincer l'extrémité centrale d'un nerf coupé sans exciter le moindre mouvement réflexe. Des différences analogues, quoique moins saillantes, peuvent être constatées chez les Vertébrés supérieurs. Il faut donc que dans la peau les fibres nerveuses soient dans des conditions spéciales qui leur donnent une excitabilité toute particulière. Faut-il croire, avec Wagner et Meissner, que l'existence d'une matière semi-liquide dans les saccules terminaux (corpuscules du tact, corpuscules de Pacini) joue un grand rôle dans les phénomènes de la sensibilité tactile? Est-ce par les vibrations de cette matière que les excitations produites sur les extrémités nerveuses sont renforcées? Ce serait trop se hâter que d'adopter sans réserve cette manière de voir, alors que nous ignorons si tous les appareils de terminaison des fibres nerveuses cutanées sont construits de même. Nous devons nous borner à présumer, d'après les faits physiologiques, que toutes ces fibres, toutes celles du moins qui sont mises en jeu dans l'exercice ordinaire de la sensibilité tactile, se terminent par des extrémités isolées, et affectent des dispositions particulières, peut-être variées après tout, dispositions qui rendent leur impressionnabilité beaucoup plus vive qu'elle ne l'est ailleurs.

Rien ne montre mieux la vraisemblance de cette présomption que l'étude du mode de terminaison des nerfs dans les organes des sens. Là, en effet, il est impossible de méconnaître l'existence d'une structure toute spéciale des extrémités nerveuses. Je ne puis pas entrer dans de grands détails, d'autant moins que le nombre des travaux relatifs à cette partie de la question est très-considérable. On peut d'ailleurs indiquer d'une façon très-générale comment se fait cette terminaison.

La fibre nerveuse arrivée près de la surface de l'organe, rencontre une cellule nerveuse avec laquelle elle se met en rapport. En général, cette cellule est bipolaire ou multipolaire, et c'est par un des pôles que pénètre la fibre nerveuse ; l'autre pôle, si la cellule est bipolaire, tous les autres pôles, si la cellule est multipolaire, sont en rapport avec les cellules épithéliales, lorsque la surface libre est revêtue d'un épithélium. Ils s'introduisent entre ces cellules, et tantôt se prolongent jusqu'à la surface sous la forme de bâtonnets, ou même se terminent par une sorte de soie courte qui dépasse plus ou moins la surface épithéliale.

Un mode de terminaison conforme à ce type théorique a été constaté pour la membrane muqueuse nasale par MM. Max Schultze, Eckhard, Ecker, et pour la membrane des organes acoustiques (vestibule et ampoule) par M. Max Schultze et par d'autres auteurs ; pour la membrane de la langue, par M. Axel Key, et enfin pour la rétine par H. Müller (fibres de H. Müller). Un mode analogue a été décrit par M. Eilhard Schultze pour les canaux muqueux des Poissons, organes qui, suivant M. Leydig, rentreraient dans le groupe des organes des sens ; d'après

M. Schultze, ces canaux seraient surmontés de petites soies libres en rapport, au travers de l'épithélium, avec les extrémités des fibres nerveuses. Cette disposition est analogue à celle que M. Max Schultze a découverte dans la membrane muqueuse de la cavité olfactive chez les Reptiles et les Oiseaux.

J'ajoute, en terminant ce qui a rapport aux nerfs sensitifs, que M. de Quatrefages avait déjà signalé en 1845 des terminaisons assez analogues aux corpuscules de Krause dans la peau de l'*Amphioxus lanceolatus*, ce Poisson si remarquable, qui forme pour ainsi dire une transition entre les Vertébrés et les Invertébrés. Je dois dire encore que l'on a constaté chez les Invertébrés des faits du même genre. Ainsi, par exemple, M. Leydig a décrit et figuré la terminaison des nerfs cutanés de la larve d'un Diptère (*Corethra plumicornis*), et il montre que les fibres nerveuses se mettent en rapport par leurs extrémités avec des sortes de cellules nerveuses, lesquelles sont elles-mêmes en relation plus ou moins étroite avec les soies dont la surface de la peau est garnie. M. Leydig a encore indiqué et représenté une disposition semblable chez des Crustacés Phyllopodes (*Branchipus*, *Artemisia*), et chez un Crustacé Branchiopode (*Polyphemus monoculus*); et H. Müller avait aussi constaté quelque chose d'analogue chez un Mollusque Hétéropode (*Phyllirhoe*). D'autre part, MM. Keferstein et Ehlers ont vu que dans un genre de Tuniciers (*Doliolum*) les fibres nerveuses cutanées se terminent dans des cellules larges de $0^{mm},015$.

B. — *Nerfs moteurs.* — On a cru tout d'abord que les fibres nerveuses motrices se terminaient en formant dans

les muscles des séries d'arcades ou d'anses. MM. Prévost et Dumas avaient indiqué cette disposition, et elle avait été représentée par E. Burdach dans des figures longtemps classiques.

Les travaux modernes ont montré que les fibres nerveuses motrices, loin de se terminer comme le pensaient ces auteurs, se terminent par des extrémités isolées, du moins dans les muscles striés. Ils ont fait voir aussi que les relations des fibres nerveuses avec les fibres musculaires sont bien plus intimes qu'on ne le croyait.

M. W. Kühne a établi, par des recherches récentes faites sur la Grenouille, que les tubes nerveux se divisent une ou plusieurs fois au voisinage des fibres musculaires, que chaque branche de division de ces tubes se termine en pénétrant dans le sarcolemme d'une de ces fibres. Les tubes nerveux conservent leurs divers éléments constitutifs jusqu'au point où ils entrent en contact avec la fibre musculaire ; mais là, l'enveloppe extérieure du tube nerveux se perd en se confondant avec le sarcolemme, et la gaîne médullaire cesse aussi d'exister. M. Kühne avait cru que le tube nerveux, réduit au cylindre axile, se prolongeait dans l'intérieur de la fibre musculaire, qu'il s'y ramifiait en un certain nombre de petites branches (de cinq à dix) et que les branches se terminaient, les unes par des extrémités pointues, les autres par de petits organes d'une structure spéciale : les *bourgeons nerveux terminaux*. Ces bourgeons apparaissent au premier coup d'œil comme de simples noyaux, mais un examen fait avec de forts grossissements permettrait d'y reconnaître une structure assez analogue à celle que nous avons indiquée à propos des corpuscules de Krause, c'est-à-dire une sorte de petit sac

membraneux dans lequel se terminerait une des branches de ramification du filament axile.

M. Kühne avait retrouvé à peu près les mêmes caractères pour la terminaison des fibres nerveuses chez un insecte, l'Hydrophile.

Or, cette description donnée par M. W. Kühne n'était exacte qu'en partie. M. Kölliker montra en effet, peu de temps après la publication du travail de ce physiologiste, que les prétendues ramifications du cylindre d'axe étaient en réalité des prolongements ramifiés de la gaîne conjonctive des tubes nerveux; que, d'autre part, les bourgeons terminaux si compliqués sont de simples noyaux en tout semblables à ceux que présente cette gaîne et appartenant au même système; et enfin, que les prolongements, pris par M. Kühne pour des ramifications du cylindre axile à l'intérieur des fibres musculaires, sont au contraire situées à l'extérieur de ces fibres. M. Kölliker croit, du reste, que les tubes nerveux se terminent par ces prolongements de leur gaîne, prolongements qui contiennent pendant une partie de leur trajet une fibrille provenant du filament axile et qui offrent des extrémités effilées.

M. L. Beale a cherché de son côté à retrouver la disposition indiquée par M. Kühne, et après avoir examiné les muscles de la Grenouille et ceux de l'Hydrophile, il maintient l'opinion qu'il avait émise antérieurement. Il pense que chez tous les animaux vertébrés, les tubes nerveux moteurs se terminent par des réseaux de fibres pâles, présentant de nombreux noyaux, et environnant chacune des fibres musculaires.

D'autres observateurs encore, et entre autres M. W. Krause, s'accordent avec M. Kölliker pour considérer

comme inexactes la plupart des détails donnés par M. Kühne. Mais, il faut le reconnaître, la description que ces différents anatomistes ont tenté de substituer à celle de M. Kühne est, en général, aussi défectueuse qu'elle ; et même elle l'est davantage, car la plupart d'entre eux ont méconnu le fait très-réel et très-important signalé par ce dernier auteur, à savoir, la relation intime qu'affecte le tube nerveux, à son extrémité, avec le contenu du sarcolemme.

C'est en définitive à M. Rouget, professeur de physiologie à Montpellier, que nous devons les notions exactes que nous possédons aujourd'hui sur la terminaison des nerfs moteurs. Ses observations ont été faites d'abord sur des Lézards ; il les a d'ailleurs confirmées sur les autres Vertébrés. Il a vu que la fibre nerveuse se divise un certain nombre de fois avant d'arriver à la fibre musculaire, et que chaque branche de cette ramification, arrivée au contact du sarcolemme, subit la modification suivante. La gaîne de Schwann, ou gaîne conjonctive, s'étale en se confondant avec le sarcolemme ; la matière médullaire de la fibre nerveuse disparaît, et le filament axile pénètre seul dans l'intérieur du sarcolemme, et s'épanouit à la surface de la substance musculaire, sous forme d'une masse grenue, qui fait d'ordinaire une légère saillie, et constitue des sortes de plaques plus ou moins saillantes, que M. Rouget désigne sous le nom de *plaques terminales des nerfs moteurs*. De plus, en ce point, il y a une accumulation de noyaux de la gaîne de Schwann. Ce serait, d'après M. Rouget, la terminaison commune à tous les Vertébrés, avec quelques modifications toutefois. Il l'a constatée chez les Oiseaux, chez la Grenouille : seule-

ment il n'y a pas, chez les Batraciens, d'accumulation de noyaux au niveau de l'extrémité du tube nerveux, et la substance nerveuse en contact avec les fibrilles musculaires ne formerait pas des saillies notables. Il a enfin retrouvé la même disposition chez les Insectes (Sauterelles), avec les mêmes caractères que chez la Grenouille. Il faut noter de plus un fait intéressant, signalé par cet auteur, c'est que toutes les fibres musculaires ne recevraient point des fibres nerveuses, et que peut-être quelques-unes en recevraient deux. M. Krause, peu de temps après M. Rouget, arrivait à des résultats analogues, si ce n'est toutefois qu'il croyait à tort que les plaques terminales sont appliquées à l'extérieur du sarcolemme.

L'opinion de M. Rouget, adoptée d'abord par tous les physiologistes, et par M. Kühne lui-même, a été récemment combattue sur un point important par ce dernier. Tandis que M. Rouget considère la matière granuleuse, dont l'accumulation forme la plaque nerveuse terminale, comme formée par l'élargissement du filament axile, M. Kühne assure que cette matière est surajoutée et voile la véritable terminaison du nerf. Le cylindre axile pénétrerait, au milieu de cette masse granuleuse, et s'y terminerait par une extrémité ramifiée plus ou moins régulièrement. Ce nouveau travail de M. Kühne a conduit M. Rouget à soumettre ses premières observations à une révision complète, et il a reconnu qu'elles étaient entièrement exactes. J'ai examiné attentivement la terminaison des nerfs moteurs chez le Triton et chez des Poissons osseux (Cyprins), et je puis conformer les descriptions données par M. Rouget. Chez les Poissons il n'y a pas, non plus que chez les Batraciens, de plaques saillantes au niveau de l'en-

trée des cylindres d'axe dans les faisceaux musculaires primitifs.

Nous voyons donc encore ici que les fibres nerveuses motrices se terminent, comme les fibres sensitives, par des extrémités qui n'ont aucune relation avec les fibres voisines. Un autre fait, bien digne d'attention, rapproche aussi le mode de terminaison de ces deux sortes de fibres, c'est que les fibres motrices, comme les fibres sensitives, se dépouillent de leur enveloppe conjonctive et de leur gaîne médullaire et qu'elles sont réduites au cylindre d'axe à l'endroit où elles se terminent.

Il n'est pas sans intérêt de noter que le mode de terminaison que nous venons de constater pour les fibres motrices a été retrouvé dans les muscles d'un bon nombre d'Invertébrés. J'ai déjà indiqué le résultat des recherches de M. Rouget sur les Insectes. Il a depuis reconnu qu'il en est de même chez les Crustacés. D'ailleurs, des faits du même genre avaient déjà été signalés par différents auteurs. Ainsi, Doyère, dans son remarquable travail sur les Tardigrades, avait figuré et décrit des terminaisons analogues pour les nerfs moteurs chez ces animaux; M. de Quatrefages avait vu la même disposition chez les Annélides et les Rotateurs, et chez l'Éolidine; M. Meissner, chez les Mermis; MM. Keferstein et E. Ehlers, chez le *Doliolum*.

Chez les Mollusques Gastéropodes, M. S. Trinchese a décrit une terminaison des fibres nerveuses en pointe dans les fibres musculaires; mais M. Rouget a démontré que cette description repose sur une erreur d'interprétation de la structure des fibres musculaires chez ces animaux.

Les fibres musculaires de la vie animale chez tous les



animaux reçoivent probablement, outre les fibres nerveuses motrices, des fibres nerveuses sensitives. Or, jusqu'à présent, on ne sait rien de précis relativement à ces dernières fibres. M. Kölliker et M. Reichert ont bien décrit des fibres nerveuses, offrant peut-être quelques caractères spéciaux, et qu'ils regardent comme les fibres nerveuses sensitives des muscles; mais, en réalité, leur hypothèse ne me paraît avoir aucune base solide, et même la description détaillée donnée par M. Kölliker sera vraisemblablement modifiée dans un sens qui la rapprochera de celle que M. Rouget a tracée des terminaisons des fibres motrices. Ce qui me porte à penser que les fibres nerveuses sensitives des muscles affectent une disposition de ce genre, et par conséquent des rapports intimes avec les fibres musculaires, c'est le résultat de l'expérience que nous avons faite, M. Philipeaux et moi, sur les nerfs de la langue, expérience sur laquelle j'aurai à revenir plus tard. Nous avons montré que très-peu de temps après la section d'un des nerfs hypoglosses, le nerf lingual correspondant acquiert une motricité dont il est tout à fait privé dans l'état normal. Il est clair qu'un pareil résultat ne peut que difficilement s'expliquer, si les fibres du nerf lingual, ou quelques-unes d'entre elles, ne sont pas avec les fibres musculaires de la langue, dans des relations analogues à celles des fibres motrices.

C. *Nerfs sympathiques.*—Jusqu'à présent, nous savons très-peu de chose aussi du mode de terminaison des fibres nerveuses du système sympathique. Nous avons vu toutefois que certaines d'entre elles se terminent dans des corpuscules de Pacini. Les corpuscules nerveux terminaux des muscles et des os, ceux du mésentère, etc., appartiennent

sans doute à ce système. On connaît, d'autre part, les réseaux périphériques de cellules nerveuses trouvés dans un bon nombre d'organes (poumons, cœur, canal intestinal, vessie, etc.), réseaux auxquels viennent aboutir des fibres du grand sympathique. Mais ces cellules constituent-elles les véritables terminaisons de ces fibres nerveuses? On peut le nier hardiment pour la plupart des cas; ces cellules sont souvent l'origine de nouvelles fibres. Disons que le mode de terminaison est ici encore à déterminer d'une façon précise, et il en est de même du mode de terminaison des fibres nerveuses dans les tuniques des vaisseaux.

D. *Nerfs des appareils électriques.*— Grâce aux travaux de MM. Robin, Bilharz, Schultze, nous sommes plus avancés relativement au mode de terminaison des nerfs dans l'appareil des Poissons électriques. On sait que les fibres nerveuses se terminent dans une lame faisant partie de chaque cellule de l'organe, après s'être ramifiées, et après avoir formé des réseaux, dans lesquels elles finissent par perdre leur enveloppe propre et leur gaîne médullaire. Ces lames ont été désignées sous le nom de *lames électriques*. Il faut dire cependant qu'il n'est pas bien sûr que ces lames soient, comme le veulent MM. Bilharz et Max Schultze, une continuation immédiate des nerfs ou plutôt de leur cylindre d'axe.

Je m'arrête pour me résumer, et pour vous présenter les enseignements qui ressortent de cette étude. Je crois que nous pouvons en tirer plusieurs résultats généraux. D'abord, vous devez remarquer que, sauf une différence dans la constitution des appareils terminaux, la terminaison se

fait à peu près de même pour les nerfs moteurs et pour les nerfs sensitifs.

D'autre part, dans tous les cas où l'on a pu étudier des terminaisons véritables de fibres nerveuses, on a reconnu cet autre fait général : à savoir, que les extrémités nerveuses sont réduites au filament axile nu ; toutes ses enveloppes, parties accessoires, s'arrêtent avant la terminaison ultime.

Un fait général qui ne mérite pas moins d'être rappelé dans ce résumé, c'est que les fibres nerveuses primitives ne sont pas simples du centre à la périphérie, comme on l'avait supposé pendant longtemps ; au contraire, elles se divisent et se subdivisent un certain nombre de fois au fur et à mesure qu'elles approchent de la périphérie. L'exemple le plus remarquable que nous puissions en citer a été découvert chez le Malaptérure électrique (Bilharz). La fibre nerveuse, qui, à elle seule, comme je l'ai indiqué précédemment, constitue tout le nerf électrique de ce Poisson, simple à son origine centrale, se divise et se subdivise tellement dans son trajet qu'elle fournit autant de branches qu'il y a de plaques électriques. De telle sorte que le Malaptérure ne peut pas faire fonctionner isolément une partie de son appareil. mais que toutes les plaques électriques doivent entrer en même temps en jeu.

Enfin, vous devez voir que les faits bien constatés de terminaison des fibres nerveuses par des extrémités libres sont maintenant assez nombreux pour nous autoriser à présumer que c'est sans doute là le mode général de terminaison des nerfs. R. Wagner avait du reste déjà indiqué ce mode de terminaison comme une loi générale s'appliquant à toutes les fibres nerveuses. Il n'y a pas d'anses, ni d'arcades

terminales, pas de réseaux véritablement terminaux ; il n'y a pas de récurrence possible à la périphérie extrême des nerfs. Que devient l'hypothèse de la circulation nerveuse en présence de ces faits anatomiques?

Vous savez que cette hypothèse, émise depuis longtemps par des physiologistes éminents, par Carus entre autres, a encore aujourd'hui des partisans, bien qu'elle ait été réfutée d'avance par J. Müller. On suppose qu'un fluide particulier, émanant des centres nerveux, s'écoule par les racines antérieures, se porte vers la périphérie en suivant les fibres motrices, et que, rencontrant là des arcades qui mettent en communication les fibres motrices et les fibres sensitives, il passe dans ces dernières, revient ainsi vers les centres nerveux au travers desquels il gagne de nouveau les fibres motrices pour recommencer son parcours circulaire. Que de faits probablement chimériques ou certainement inexacts ! Il faut d'abord un fluide nerveux. Or, y a-t-il un fluide nerveux ? Il faut ensuite que ce fluide soit incessamment en mouvement, car, sans cela, pas de circulation véritable. Quelle preuve péremptoire pourrait-on donner de l'existence d'un pareil mouvement? Enfin il faut une communication directe entre les extrémités terminales des tubes nerveux moteurs et celles des tubes nerveux sensitifs, et cela est manifestement inexact.

Que l'esprit humain est bizarre ! L'hypothèse de la circulation nerveuse jette-t-elle un jour quelconque sur la physiologie du système nerveux? Non assurément. On peut dire au contraire que si jamais on arrivait à démontrer la réalité d'une circulation nerveuse telle qu'on l'admet, le mécanisme de l'action nerveuse nous apparaîtrait plus obscur encore qu'il ne l'est aujourd'hui. Eh bien! malgré

ces difficultés théoriques, malgré le témoignage accablant des faits, l'hypothèse de la circulation nerveuse compte encore des adeptes, et en aura sans doute jusqu'au moment — bien lointain! — où l'inintelligible aura perdu toutes ses séductions.

NEUVIÈME LEÇON.

25 juin 1864.

DONNÉES PHYSIOLOGIQUES FOURNIES PAR L'ÉTUDE DE L'ACTION DU CURARE.

L'irritabilité musculaire est-elle indépendante de la motricité nerveuse ? — Action comparée du curare sur les différents types du règne animal. — Les fibres nerveuses sensitives et les fibres nerveuses motrices ont-elles des propriétés physiologiques différentes ?

Jusqu'à présent, nous n'avons constaté, entre les fibres sensitives et les fibres motrices, d'autre différence physiologique que celle qui est relative à leurs fonctions, car les traits distinctifs que présentent ces fibres, au point de vue de leur origine et de leur terminaison, sont purement anatomiques et n'ont aucune signification précise, par rapport au problème que nous cherchons à résoudre. J'ai à peine besoin de vous rappeler qu'il s'agit d'examiner si les diverses fibres nerveuses ont des propriétés physiologiques différentes. Or, vous comprenez bien que la diversité des fonctions ou des usages fonctionnels n'implique pas du

tout une différence de propriétés physiologiques. Les muscles servent à des fonctions variées, et cependant ils ont la même propriété physiologique, la contractilité. En est-il de même des fibres nerveuses; ou bien, celles qui font partie des nerfs sensitifs ont-elles une propriété physiologique particulière, la sensitivité, différente de la propriété des fibres qui forment les nerfs moteurs, c'est-à-dire de la motricité?

On a tenté d'arriver à la solution de ce problème, en soumettant simultanément, chez l'animal vivant, les nerfs moteurs et les nerfs sensitifs à des épreuves diverses, et en observant s'ils sont influencés de la même façon.

Parmi les moyens mis en usage, on peut citer au premier rang les agents toxiques, la strychnine et surtout le curare. Nous nous occuperons aujourd'hui des résultats obtenus à l'aide du curare.

Vous connaissez tous, au moins de nom, cette substance toxique, sur laquelle les expériences de M. Cl. Bernard ont si fortement appelé l'attention des physiologistes dans ces dernières années. C'est un poison préparé par les sauvages de l'Amérique méridionale, et que l'on a désigné sous les noms divers de *Woorara*, *Wourali*, *Ourali*, *Ticunas*, etc. Il est solide, brun, noirâtre, d'un aspect résineux et soluble dans l'eau. Les sauvages s'en servent pour empoisonner leurs armes lorsqu'ils partent pour la guerre ou pour la chasse. Pendant longtemps on a ignoré absolument la composition de ce poison, et on ne la connaît encore qu'imparfaitement, d'autant mieux que cette composition varie avec chaque pays. Toutefois, on peut affirmer que la matière toxique que contient le curare provient du *Strychnos toxifera*, plante de la famille des

Strychnées. On a dit à plusieurs reprises que le principe actif de ce poison pourrait bien être du venin de serpents ou du venin de Crapauds. On ignore si certaines variétés de curare ne contiennent pas une faible quantité de l'un ou de l'autre de ces venins; mais, je le répète, la substance vraiment active du curare est tirée du règne végétal, et, quant à ce qui concerne le venin de Crapaud, on peut établir que la plupart des variétés de curare n'en renferment, s'il y en a, que des quantités insignifiantes. On sait, en effet, que ce venin a la propriété remarquable d'arrêter le cœur, comme je l'ai montré en 1854, et le curare, du moins celui qui a été connu et expérimenté tout d'abord, et que nous employons encore aujourd'hui, n'a aucune action de ce genre sur cet organe.

Cette substance, qui avait été déjà étudiée par Fontana, a été soumise depuis lors à divers essais expérimentaux; mais c'est M. Cl. Bernard qui a découvert les faits les plus importants, relatifs à son action physiologique. Dès ses premières expériences, il reconnut que le curare, introduit sous la peau d'une Grenouille, paralyse complétement les nerfs moteurs de l'animal et laisse intacte, au contraire, l'irritabilité de ses muscles. Or, c'était là un résultat plein d'intérêt, car il semblait devoir mettre fin, et de la façon la plus décisive, à une discussion qui s'agitait encore entre les physiologistes, au sujet de l'irritabilité musculaire.

Haller, vous le savez, fut le premier physiologiste qui se fit une idée nette du rôle des muscles dans les mouvements exécutés par les animaux. Il constata que le tissu musculaire possède, à l'exclusion de tous les autres tissus, la propriété remarquable de se raccourcir sous l'influence des excitants, et il donna à cette propriété le nom d'irrita-

bilité musculaire. C'est cette propriété que Bichat proposa plus tard d'appeler contractilité. La découverte de Haller ne fut pas acceptée sans contestation, et, de son temps même, commença cette discussion physiologique, à laquelle je faisais allusion tout à l'heure.

Robert Whytt ne voulut pas admettre l'existence de l'irritabilité musculaire. Il avait bien vu, comme Haller, des parties musculaires séparées du corps exécuter des mouvements spontanément ou sous l'influence d'excitations expérimentales; il avait vu surtout le cœur de plusieurs espèces d'animaux se mouvoir encore d'une façon régulière, dans ces conditions, et pendant un temps quelquefois considérable; mais, pour lui, ces divers mouvements reconnaissaient pour cause une sorte de sensibilité qui, persistant dans les muscles ou le cœur, les rendait susceptibles d'éprouver de l'irritation, et par conséquent d'exécuter des mouvements. R. Whytt, qui réfutait Haller avec une assez grande vivacité, était loin, on le voit, d'avoir une opinion bien nette. Dans un autre passage de son *Traité sur les mouvements involontaires des animaux*, il s'exprime ainsi : « Plusieurs physiologistes ont supposé à la fibre musculaire une propriété inconnue, par le moyen de laquelle elle était mise en mouvement, d'après une irritation quelconque. Cette opinion nous paraît être le refuge de l'ignorance et l'effet du désespoir de n'avoir aucun succès dans la recherche de cette cause... » Or, au commencement du même chapitre, nous lisons ce qui suit : « Les fibres musculaires sont douées d'une structure disposée de telle manière, qu'elles se contractent lorsqu'une cause appropriée à ce mouvement leur est appliquée, et qu'elles restent en repos si une telle cause n'a pas lieu;

c'est-à-dire que la fibre musculaire est susceptible de se contracter, pourvu qu'elle y soit excitée par une cause analogue à sa structure... » Ne semble-t-il pas que, dans cette phrase, Whytt accorde ce qu'il refuse dans la précédente? Quand on lit tout le traité de R. Whytt, ouvrage d'ailleurs bien remarquable, on reconnaît aisément qu'il y avait déjà à ce moment, entre Haller et ses contradicteurs, un malentendu qui n'a point cessé d'exister depuis lors, et qui explique en partie comment la question de l'irritabilité musculaire a pu être jusqu'à nos jours un sujet de discussion.

Lorsqu'on prend connaissance des nombreux écrits dans lesquels on a traité de cette question, il semble que l'existence de la contractilité musculaire se trouve elle-même mise en cause, et, en fait, c'est bien ainsi que le comprennent plusieurs des physiologistes qui ont pris part à la discussion. Mais je me demande comment on peut nier la réalité de la contractilité musculaire, en tant que propriété physiologique distincte. Un muscle se raccourcit sous l'influence d'une excitation mécanique portant sur le nerf qui s'y rend. Que veulent dire ceux qui admettent que cette contraction n'est qu'une dépendance de la mise en jeu de de l'activité de ce nerf? Que veut dire R. Whytt dont, au fond, la manière de voir ne diffère guère de celle-là? Pourquoi tous les éléments anatomiques ne se comportent-ils pas de même sous la même influence? Il est clair que, quelle que soit la part que l'on veuille attribuer à l'influence nerveuse, il faut bien admettre qu'il y a une propriété spéciale de la fibre musculaire qui permet à cette fibre de se raccourcir lorsque l'activité nerveuse la fait entrer en jeu. Or, c'est justement cette propriété-là de la

fibre musculaire qu'on appelle contractilité. Et il est si difficile de comprendre les choses autrement, que jamais un de ceux qui nient l'existence de l'irritabilité musculaire comme propriété indépendante n'a pu indiquer nettement la manière dont il se représentait la propriété physiologique des muscles. Je le dis donc sans hésitation, si certains auteurs ont pu mettre en doute la réalité de cette propriété, c'est qu'ils ne s'entendaient pas eux-mêmes.

Pour nous, le terrain de la discussion est tout différent et bien plus restreint. Il s'agit tout simplement de savoir si la contractilité musculaire peut être mise en jeu par une excitation portant directement sur le muscle, sur la fibre musculaire; ou bien, si les excitants ne peuvent atteindre la fibre musculaire et provoquer sa contraction, que par l'intermédiaire des nerfs. Et la question est encore très-importante, d'abord au point de vue de la physiologie générale, et aussi par rapport à certains points de physiologie spéciale, à la recherche de la cause des mouvements du cœur, par exemple. En effet, s'il était prouvé que les muscles ne peuvent se contracter que sous l'influence d'une excitation nerveuse, la théorie de Haller, pour qui l'irritabilité des parois du cœur est la cause indépendante et principale des mouvements de cet organe, serait immédiatement condamnée.

Assurément, la question, telle que nous venons de la poser, ne saurait être résolue par les expériences et les observations de Haller. De ce qu'un morceau de chair musculaire retiré du corps d'un animal vivant, ou récemment mort, se contracte encore lorsqu'on le pique ou qu'on l'excite par tout autre moyen, on ne peut pas con-

clure que l'irritabilité puisse être mise en jeu directement. On ne peut pas non plus tirer une conclusion valable de la persistance des mouvements spontanés dans un cœur enlevé sur un animal vivant. Il est évident que, dans ces cas, les muscles contiennent encore des fibres nerveuses, et l'on sait que le cœur renferme même des centres nerveux, c'est-à-dire les ganglions de Remak.

Il est vrai que des expériences de ce genre, mais modifiées, ont donné des résultats qui ont une valeur plus grande. Ainsi on a vu, j'ai vu moi-même, à l'aide du microscope, des mouvements dans des fibres musculaires isolées et qui ne paraissaient en rapport avec aucune fibre nerveuse. C'est ce que j'ai pu surtout observer dans des parcelles du tissu musculaire des oreillettes du cœur, plusieurs heures après la mort : il s'y produisait des contractions spontanées, parfaitement nettes. On objectera, sans doute, que, dans le cœur, les fibres nerveuses se terminent peut-être autrement que dans les autres muscles striés, et que des extrémités nerveuses représentées par des cylindres axiles nus ont pu échapper à l'observation. Mais rien jusqu'ici n'autorise cette objection.

D'autre part, je vous rappelle que M. Rouget a reconnu que toutes les fibres musculaires ne reçoivent pas de fibres nerveuses. Et enfin, les fibres musculaires qui sont en rapport immédiat avec des tubes nerveux, au moyen des plaques motrices terminales, n'ont qu'une petite partie de leur longueur en connexion avec ces plaques. Cependant les fibres musculaires dépourvues de plaques nerveuses et les parties de fibres qui sont sans rapport immédiat avec ces appareils terminaux des tubes nerveux se contractent. Ne doit-on pas admettre que

leur contraction n'est pas directement provoquée par l'action nerveuse ?

A ces arguments, je pourrais en ajouter plusieurs autres, tels que ceux qui ressortent des expériences récentes de M. Kühne, sur l'action différente de certains excitants sur les nerfs et sur les muscles ; et, avant tout, comme date et comme importance, je devrais citer les faits dus à M. Longet : mais je n'ai pas l'intention de traiter complétement cette question ; d'ailleurs, j'ai déjà dit quelques mots des expériences de M. Kühne, et je serai ramené à parler de celles de M. Longet. Je vais donc, pour le moment, m'en tenir aux données fournies par l'étude physiologique du curare.

Je vous ai déjà dit quel est le premier résultat observé par M. Cl. Bernard et quelle importance ce résultat a paru tout d'abord présenter, relativement à la question de l'irritabilité musculaire. Je vais répéter devant vous l'expérience dont il s'agit. Sur cette Grenouille, par une petite incision pratiquée à la peau du dos, nous avons introduit une gouttelette de solution aqueuse de curare. Le poison va être absorbé et transporté dans toute l'économie par le système circulatoire. Il n'y a que quatre minutes que nous avons fait l'opération, et déjà la grenouille est immobile, présente l'aspect d'un cadavre, est morte en apparence, quoique son cœur batte encore. Je dis morte en apparence, car la Grenouille n'est là qu'en léthargie. Si l'expérience était faite pendant l'hiver, les mouvements du cœur persisteraient grâce à la respiration cutanée ; et, après quelques jours, tout le poison serait ou détruit ou excrété dans la vessie, et la Grenouille reviendrait à la vie. Je place sous vos yeux un

train postérieur de Grenouille parfaitement saine, préparé suivant la méthode de Galvani, et qui va nous servir de terme de comparaison, et à côté je place, préparé de la même façon, le train postérieur de la Grenouille empoisonnée. Si, avec une pince de Pulvermacher, qui est, comme vous le savez, une pile faible et propre à ces expériences, j'excite les nerfs lombaires des deux tronçons, vous pouvez voir sur la Grenouille saine des contractions énergiques, tandis qu'il est impossible d'en déterminer ainsi chez celle qui a subi l'influence du curare. Il me suffit au contraire de porter l'excitation directement sur les muscles de la Grenouille empoisonnée, pour observer une contraction. Si, sous une autre Grenouille, avant d'introduire le curare sous la peau du dos, nous lions tous les vaisseaux qui se rendent à un membre, ce membre échappe naturellement à l'action directe du poison, et l'on voit alors l'excitation portée sur le nerf sciatique, s'il s'agit d'un membre postérieur, provoquer des contractions, alors que l'on n'obtient aucun effet en agissant sur les autres nerfs.

Vous le voyez, le curare abolit chez les Grenouilles la motricité nerveuse, et laisse intacte l'irritabilité musculaire. Si l'on expérimente sur les autres Batraciens, tels que le Triton, la Salamandre terrestre, le Crapaud, on a les mêmes effets ; mais on doit se demander si l'on obtient des résultats analogues, en agissant sur des animaux supérieurs, sur des Mammifères par exemple. Trouverons-nous également chez eux la motricité abolie et la contractilité conservée intacte ? Les faits vont nous répondre. Si l'on introduit du curare sous la peau d'un Chien, au bout de quelques minutes les effets commencent à se manifester,

mais ils sont en général assez difficiles à reconnaître; toutefois l'animal s'affaiblit, il y a quelques frémissements musculaires dans diverses parties du corps; puis il s'affaisse, il ne peut plus relever la tête. L'intelligence est encore intacte; la sensibilité est conservée. La respiration devient difficile; en même temps, il y a souvent quelques soubresauts convulsifs dans les membres, puis les mouvements respiratoires cessent, le cœur continue à battre pendant quelques instants, mais il s'arrête bientôt: l'animal est mort. Si l'on met à ce moment le nerf sciatique à nu, et si l'on essaye de l'irriter par des agents mécaniques ou galvaniques, on voit qu'il a conservé sa motricité, au moins en grande partie. Si l'on soumet l'animal à la respiration artificielle avant que les mouvements du cœur soient arrêtés, on peut entretenir ces mouvements pendant plusieurs heures. Or, il est facile de constater que, chez le Chien, la motricité des nerfs sciatiques peut, dans certains cas, survivre près d'une demi-heure à l'arrêt des mouvements spontanés de la respiration. Voici un Lapin qui vient d'être empoisonné avec du curare et qui est soumis à la respiration artificielle. Vous voyez que la motricité des nerfs sciatiques est encore assez considérable; il y a cependant quatre ou cinq minutes qu'il a cessé de respirer spontanément. On va continuer la respiration artificielle, et, dans quelques minutes, vous pourrez vous assurer que la motricité est éteinte. Le retour à la vie peut avoir lieu chez les Mammifères empoisonnés par le curare, comme chez les Grenouilles: seulement, chez un Mammifère, la respiration cutanée est tout à fait insuffisante pour entretenir les mouvements du cœur, et il faudrait, par conséquent, pratiquer la respiration artificielle pendant un certain nombre d'heures, variable

suivant la dose du poison, pour ramener l'animal à la vie. Pour peu que la quantité de curare fût un peu considérable, il faudrait au moins cinq ou six heures d'insufflation pulmonaire, et dans certains cas, bien davantage.

Au début des expériences sur le curare, on avait dû penser que la mort n'arrivait que par suite de l'abolition de la motricité, mais je fis voir bientôt que, comme je viens de le dire, chez les Mammifères, chez les Chiens par exemple, la mort survenait à un moment où les nerfs avaient conservé une motricité encore très-marquée. M. Pelikan, très-peu de temps après, publia la même remarque. On aurait donc pu croire qu'il s'agissait, dans le fait signalé par M. Cl. Bernard, d'une particularité ne se montrant guère que chez les Batraciens. Mais un peu plus tard, je démontrai, par de nouvelles expériences, que l'abolition de la motricité s'observe aussi chez les Mammifères empoisonnés par le curare lorsqu'on entretient la circulation après leur mort par le moyen de la respiration artificielle. Le temps nécessaire pour que les nerfs des membres perdent leur motricité varie alors suivant l'espèce animale mise en expérience, et selon la dose de curare employée. La motricité s'éteint plus vite chez les Lapins que chez les Chiens, et elle disparaît d'autant plus rapidement que la quantité de curare est plus considérable. Il s'agit donc bien d'une action constamment la même ; seulement, chez la Grenouille, au moment de la cessation de tout mouvement spontané, la motricité paraît abolie, tandis que, chez les Mammifères, elle persiste encore d'ordinaire à ce moment. La mort, toutefois, paraît due, chez les Mammifères aussi, à la diminution de la motricité, surtout de celle des nerfs respiratoires.

Ainsi, en résumé, le curare a la même action sur les Mammifères et sur les Batraciens, et cette action, lorsqu'elle s'est entièrement accomplie, consiste dans l'abolition de la motricité des nerfs de la vie animale, avec conservation de l'irritabilité musculaire.

Le curare est-il la seule substance qui produise un pareil effet? Non. Il est des poisons, dont le mode d'action varie, qui ne présentent pas des phénomènes primitifs semblables à ceux du curare, mais qui peuvent présenter le même effet final : tels sont la strychnine, la nicotine, l'éther et le chloroforme. Voici une Grenouille, sous la peau de laquelle on vient d'introduire une forte quantité d'acétate de strychnine; déjà se montrent des mouvements tétaniques, mais ces mouvements, comme cela arrive toujours chez les animaux de cette espèce, sont bien moins violents que lorsqu'on a employé de faibles doses. De plus, vous voyez qu'ils ont disparu très-vite, ce qui est aussi un résultat constant dans ces mêmes conditions. Maintenant, tout mouvement a disparu ; la Grenouille ne respire plus, elle paraît morte. Si nous examinons comparativement les nerfs et les muscles, nous constatons, comme dans l'empoisonnement par le curare, que la motricité nerveuse est abolie, et l'irritabilité musculaire conservée. L'animal n'est pas d'ailleurs tout à fait mort. Comme chez une Grenouille empoisonnée par le curare, le cœur bat encore chez celle-ci, et l'on observerait chez elle le même phénomène de résurrection, si l'expérience avait été faite pendant l'hiver. Au bout de deux, trois ou quatre jours, la Grenouille aurait éliminé une partie de la strychnine ; elle sortirait alors de la léthargie, et l'on verrait se manifester de nouveau des spasmes convulsifs

comme il y en avait au début de l'empoisonnement : cette nouvelle période convulsive durerait plusieurs jours, et enfin, le retour à l'état normal aurait lieu complétement.

Jamais, chez les Grenouilles empoisonnées par le curare, on n'observe une période convulsive de retour, comme chez celles qui ont subi l'intoxication par la strychnine. Si les phénomènes de la première période n'étaient pas déjà très-différents dans ces deux sortes d'empoisonnements, la différence entre les phénomènes de la période de retour fournirait un caractère distinctif des plus nets.

La nicotine produit encore finalement le même résultat que le curare, c'est-à-dire l'abolition de la motricité avec conservation de l'irritabilité musculaire, et la conicine le produirait également, d'après les expériences de M. Kölliker. Ces deux substances sont des alcaloïdes extraits, le premier du tabac, et le second de la grande ciguë.

J'en dirai autant de l'éther et du chloroforme ; il suffit de placer sur une assiette une Grenouille en mettant auprès d'elle une éponge imprégnée de l'un de ces liquides et de recouvrir le tout avec une cloche de verre. Après quelques minutes, les vapeurs ont produit une profonde léthargie, et, lorsque l'effet est poussé assez loin, on peut constater encore que la motricité nerveuse disparaît avant l'irritabilité musculaire.

Je me suis assuré que la strychnine, chez les Mammifères, lorsqu'elle est introduite en quantité assez considérable dans le tissu cellulaire sous-cutané, détermine un affaiblissement de la motricité qui ne se manifeste d'ailleurs que lorsqu'on a pratiqué la respiration artificielle, pendant un certain temps, après la cessation des mouvements spontanés.

Il y a donc une certaine analogie entre les effets ultimes de l'empoisonnement par le curare et de celui qui est déterminé par quelques autres substances toxiques. Mais qu'importe, en définitive? Non-seulement, ces faits ne détruisent pas la valeur des résultats obtenus par le curare, mais encore ils les confirment et les corroborent. Tous ils conduisent à la même conclusion, à savoir, que l'irritabilité musculaire peut être mise en jeu directement par des excitations agissant sur la fibre musculaire elle-même, puisque dans ces cas les nerfs ont perdu toute action sur les muscles.

Cependant cette conclusion n'a pas été acceptée pour légitime par tous les physiologistes. On fit tout d'abord une objection pareille à celle qu'on oppose aux arguments invoqués par Haller. Était-il bien certain que le curare agissait sur les extrémités des fibres nerveuses? Ne pouvait-il pas agir sur les cordons nerveux, seulement dans leur trajet de la moelle jusqu'aux muscles? S'il en était ainsi, en excitant les muscles sur un animal empoisonné par le curare, l'excitation pourrait bien ne provoquer la contraction musculaire que par l'intermédiaire de ces extrémités nerveuses restées intactes. Cette objection, dans les termes où elle avait été formulée tout d'abord, ne résistait pas aux expériences de M. Cl. Bernard ni à celles de M. Kölliker, qui démontraient que le curare agit justement tout d'abord sur l'extrémité des fibres nerveuses. Mais, est-ce bien sur la dernière extrémité, sur celle qui se met en rapport avec la substance contractile? L'expérience est ici impuissante à fournir directement une réponse. M. Pflüger pensait, d'autre part, que, même en admettant que le curare agit aussi sur la partie tout

à fait terminale des fibres nerveuses, on pouvait encore supposer que l'excitation n'atteint la substance contractile que par l'intermédiaire des fibres nerveuses. Que l'on se représente, en effet, l'action du curare comme se bornant à diminuer la conductibilité des fibres nerveuses (M. de Bezold a cherché à établir que l'action du curare produit ce résultat), on concevra très-bien qu'une excitation portant sur le muscle, et, par conséquent, sur les fibres nerveuses qui y sont contenues, atteindra facilement la substance musculaire, tandis que, si elle porte sur un point des nerfs plus éloigné de cette substance, l'affaiblissement de la conductibilité nerveuse s'opposera à sa propagation jusqu'au muscle.

Pour nous, nous ne nous dissimulons pas la difficulté que l'on éprouve à répondre d'une façon catégorique à ces dernières objections; seulement, elles nous touchent peu, car, ainsi que nous le dirons dans la leçon prochaine, nous croyons très-fermement que les résultats caractéristiques de l'empoisonnement par le curare ne sont pas dus à une action de ce poison sur les fibres nerveuses elles-mêmes, ni en dehors, ni en dedans des éléments musculaires. Le fait établi par M. Bernard nous paraît conserver toute sa valeur dans la question de l'irritabilité musculaire. La fibre nerveuse, quoique ayant conservé sa propriété physiologique, a bien certainement perdu tout pouvoir sur les fibres musculaires, chez une Grenouille curarisée; et, puisque les excitations portant sur les muscles les font entrer en contraction, c'est bien par une action directe, immédiate, sur la substance contractile, qu'elles déterminent cet effet.

Cette digression relative à un point de l'histoire physiologique du curare m'amène à vous dire quelques mots

d'une autre question qui se lie d'ailleurs tout naturellement à celle dont je viens de parler.

Le curare agit-il de même sur tous les animaux, et même agit-il sur les végétaux ?

Nous pouvons tout de suite répondre négativement à cette question, pour ce qui regarde les végétaux. Tel est le résultat des expériences de M. Cl. Bernard, résultat dont je vous ai dit un mot déjà. Quant aux animaux, le curare paraît agir de la même façon chez tous les Vertébrés. Nous l'avons déjà reconnu pour les Batraciens et les Mammifères; il en est de même des autres classes. Pour tous les Vertébrés, c'est un poison violent; il amène la mort à la suite de phénomènes tout à fait analogues à ceux que je vous ai indiqués d'une façon sommaire. Il détermine assez souvent, lorsque son action commence à se manifester avec force, de légers mouvements convulsifs ; mais, en somme, il amène l'extinction progressive et tranquille de toutes les manifestations de la vie de relation, ainsi que l'abolition de la respiration et l'arrêt consécutif des mouvements du cœur chez la plupart d'entre eux. Pour que vous puissiez bien vous rendre compte de cette similitude d'action, on va empoisonner avec du curare un représentant de chaque classe des Vertébrés, c'est-à-dire un Mammifère, un Oiseau, un Reptile, un Batracien et un Poisson.

On vient d'introduire du curare dans le tissu cellulaire sous-cutané de ce Rat: il succombe en quatre minutes, après avoir présenté de légères convulsions. Un Pigeon succombe plus tôt ; du reste, sa mort est plus douce, il semble s'endormir. On a empoisonné de même une Tortue, une Grenouille et une Tanche, et nous observons les mêmes phénomènes ; dans toute la série des Vertébrés, l'action du poison

est donc la même. Si nous recherchons sur ces animaux, ainsi empoisonnés, s'il existe encore quelque trace de motricité, nous arriverons chez tous aux résultats que je viens de vous exposer. La similitude du mode d'action de ce poison, chez tous les Vertébrés, indique que chez tous ces animaux les nerfs et les muscles affectent les mêmes rapports physiologiques entre eux.

Si, quittant les Vertébrés, nous passons aux animaux inférieurs, nous voyons que, chez le Ver de terre, les phénomènes d'intoxication se produisent avec une certaine lenteur. On observe, de plus, chez ces animaux, des empoisonnements partiels, probablement parce que la diffusion de la substance toxique, au moyen de la circulation, se fait d'une façon très-imparfaite. M. Cl. Bernard a signalé la possibilité d'empoisonner les Sangsues et les Insectes.

J'ai essayé l'action du curare sur l'Écrevisse ; cette action est relativement assez faible. Voici une des expériences que j'ai faites. Le 21 juin on introduit une goutte d'une forte solution de curare au-dessous de la peau d'une Écrevisse, par une petite plaie faite dans l'intervalle des anneaux de l'abdomen, à la face inférieure du corps. Au bout d'une demi-heure, il n'y a aucun effet. On introduit alors deux gouttes au moins de la même solution à l'aide d'une seringue de Pravaz dont la canule est enfoncée dans un autre point de la face inférieure de l'abdomen. On laisse l'animal à sec pendant quelques instants, cinq minutes environ, comme on l'avait fait la première fois. Après ce temps, l'Écrevisse paraît très-affaiblie. On la remet alors dans l'eau. Elle n'est pas encore morte une demi-heure après l'expérience. Il y a des mouvements comme rhythmiques

des deux premières paires de pattes ambulatoires. Le lendemain, l'Écrevisse n'est pas encore morte ; mais elle ne fait des mouvements des pattes que quand on la touche.

J'ai constaté des effets d'intoxication sur les larves aquatiques d'Insectes, sur des Naïdes; mais les Planaires m'ont paru résister à l'action du curare. On peut observer également une intoxication chez les Mollusques ; mais elle exige de fortes doses et se produit très-lentement. Ainsi chez des Escargots, je n'ai observé aucun effet en introduisant une goutte de solution concentrée de curare dans une plaie faite à la région céphalique ; il n'y a même eu aucun effet après que, chez les mêmes animaux, on a eu introduit une goutte de la même solution dans la cavité pulmonaire. Je n'ai observé des effets manifestes que lorsqu'on a fait pénétrer dans la cavité générale du corps, chez l'un de ces Escargots, deux gouttes de la même solution. Encore l'animal présentait-il quelques mouvements réflexes au bout de deux heures lorsqu'on le touchait un peu fortement au fond de sa coquille. Le lendemain il était mort. Est-ce bien l'influence du curare, en tant qu'agent toxique, qui l'avait tué ?

Chez les Zoophytes, le curare ne produit en général aucun effet. Je vous rappelle que j'ai essayé d'empoisonner des Polypes d'eau douce et des Astéries, et que je n'ai pas observé le moindre effet toxique.

Il y a, en somme, entre les Vertébrés et les Invertébrés, des différences marquées sous le rapport de la rapidité et de l'intensité de l'action du curare. Il faut, je crois, en conclure, qu'outre les différences morphologiques qui existent entre les tissus des animaux de ces deux groupes, il y a des différences plus profondes encore, soit dans la constitu-

tion même de ces tissus, soit dans les relations des éléments anatomiques les uns avec les autres.

Je reviens maintenant à la comparaison des nerfs sensitifs et des nerfs moteurs. Comme je vous l'ai dit, on s'est demandé si les fibres qui composent les uns et les autres ont des propriétés physiologiques différentes, ou bien, au contraire, si, tout en servant à des fonctions différentes, elles ont des propriétés identiques. Il y a dans la science deux sortes d'expériences, dont les résultats très-nets ont paru résoudre la question dans le même sens. On les a considérées, en effet, comme établissant que les fibres des nerfs moteurs sont profondément distinctes de celles des nerfs sensitifs, puisque l'on croyait avoir réussi à abolir les propriétés des unes en respectant celles des autres. Ces expériences sont d'abord celles que M. Flourens a fait connaître, et qui consistent dans des injections de diverses substances dans les artères des membres : en second lieu, il y a les expériences qui sont dues à M. Cl. Bernard, et celles qui ont été faites dans le même sens et très-peu de temps après par M. Kölliker. Ces dernières expériences ont été instituées à l'aide du curare, et, comme je parle en ce moment de l'action de cet agent toxique, je vais commencer par elles, bien qu'elles soient postérieures à celles de M. Flourens.

M. Cl. Bernard empêche le poison de se répandre dans une partie du corps d'une Grenouille ; pour cela, il place au milieu du corps une forte ligature, de telle façon que le train postérieur ne soit plus relié au reste du corps que par les nerfs lombaires que l'on a eu soin de laisser en dehors de la ligature. Mais les vaisseaux sont étroitement serrés par cette ligature. On introduit ensuite du curare sous

la peau du dos ; et, lorsque l'effet du poison s'est produit, voici ce que l'on observe : On a un animal dont toute la partie antérieure est complétement paralysée. Dans toute cette partie la motricité est abolie, les nerfs ont perdu la propriété d'exciter les muscles, tandis que, dans les membres postérieurs, que l'on avait mis à l'abri du poison, grâce à la ligature, les nerfs ont conservé toutes leurs propriétés. Or, il est facile de constater que, dans la partie antérieure qui offre une paralysie complète du mouvement, la sensibilité est respectée. En effet, si l'on pince, si l'on excite vivement d'une façon quelconque cette partie antérieure, on verra se manifester des contractions dans le train postérieur, dont les nerfs possèdent encore leur motilité. M. Bernard et M. Kölliker ont montré qu'on peut même préserver de l'action du poison une partie bien plus limitée, un seul membre, un seul segment d'un membre, un seul muscle même avec le nerf qui va à cette partie. Dans tout le reste du corps, la motricité est abolie, mais la sensibilité est conservée, car la partie qui a été seule respectée par le curare, répond encore par des mouvements à une excitation faite sur un autre point.

J'ai modifié quelque peu cette expérience pour en rendre les effets plus saillants encore. Sur une Grenouille, dont le train postérieur est mis à l'abri du poison par une ligature qui comprime toute la partie postérieure du corps, à l'exception des nerfs lombaires, on introduit du curare sous la peau de la région dorsale, et lorsque l'empoisonnement est complet, on insinue dans une autre plaie de la même région une petite quantité de strychnine, de façon à exalter les propriétés réflexes de la moelle. Vous concevez bien que la strychnine va être absorbée, puis portée partout (sauf

dans le train postérieur), par la circulation, puisque les mouvements du cœur sont parfaitement conservés. Vous voyez sur cette Grenouille qui vient d'être soumise à ce double empoisonnement successif, combien l'expérience est frappante. Il suffit d'exciter très-légèrement la partie antérieure qui est paralysée, pour déterminer un mouvement brusque, spasmodique, tétanique même, dans les membres postérieurs.

Ainsi, le curare paraît abolir isolément la propriété physiologique des fibres motrices et respecter celle des fibres sensitives. Il semblerait donc, au premier abord, que le problème est résolu d'une façon décisive et que nous pouvons affirmer que la propriété des fibres motrices est différente de celle des fibres sensitives. Eh bien ! je n'hésite pas à vous dire que la démonstration n'est pas péremptoire. On fait, entre la fonction et la propriété des fibres nerveuses, une confusion que j'espère vous mettre à même d'éviter ; et nous verrons que, sous l'influence du curare, c'est la fonction, l'action physiologique des fibres nerveuses motrices, qui est empêchée, tandis que leur propriété physiologique reste intacte. Contrairement à la conclusion que l'on a tirée des expériences faites à l'aide du curare, je compte bien vous démontrer que les fibres nerveuses motrices, sensitives, sympathiques, que toutes les fibres nerveuses peut-être, ont la même propriété physiologique, qu'elles ne diffèrent les unes des autres que par leurs fonctions, et que ces fonctions dépendent uniquement des connexions centrales et périphériques de ces diverses fibres. C'est à cette démonstration que seront consacrées mes prochaines leçons.

DIXIÈME LEÇON.

28 juin 1864.

ACTION DU CURARE. — IDENTITÉ DES PROPRIÉTÉS DES FIBRES NERVEUSES MOTRICES ET SENSITIVES.

Mode d'action du curare. — Le curare intercepte la communication entre les fibres nerveuses motrices et les fibres musculaires. — Il abolit l'action des fibres nerveuses motrices, mais laisse intacte leur propriété physiologique. — Les fibres nerveuses motrices et sensitives ont une seule et même propriété physiologique : la neurilité. — Expériences de M. Flourens, à l'aide d'injections de poudres inertes et d'essences dans les artères crurales.

Pour bien déterminer le sens et la valeur des expériences dont je vous ai entretenus à la fin de notre dernière réunion, il faut que je vous parle encore du curare et du mécanisme de son action.

Nous avons vu que l'effet le plus saillant de l'empoisonnement par le curare consiste dans l'abolition de la motricité des nerfs. Mais comment se produit cette abolition ? Les fibres nerveuses motrices sont-elles affectées dans toute leur longueur par la substance toxique ?

Les recherches de M. Cl. Bernard, de M. Kölliker et d'autres physiologistes ont établi d'une façon très-nette que le curare n'agit pas tout d'abord sur toute la longueur des fibres nerveuses motrices, mais que son action se produit primitivement à l'extrémité périphérique de ces fibres. Je vous ai déjà indiqué l'expérience à l'aide de laquelle on peut démontrer ce fait.

Pour cela, on isole, sur une Grenouille, un muscle, le muscle gastro-cnémien, par exemple; on le sépare de façon qu'il ne soit plus en communication avec le membre que par le nerf et par le vaisseau qui s'y distribuent; puis on lie le vaisseau, et alors on empoisonne l'animal avec du curare. De tout le système nerveux de la Grenouille, le filet nerveux de ce muscle restera seul à l'abri du poison. Si l'on galvanise le tronc nerveux d'où émane ce filet nerveux, lorsque l'empoisonnement sera complet, on n'obtiendra de contraction que dans le muscle correspondant que l'on a mis en quelque sorte hors de la circulation générale par la ligature; pas un des autres muscles animés par le même tronc nerveux que l'on galvanise n'entrera en contraction. Le tronc nerveux n'a donc pas perdu sa motricité, mais il n'agit plus que sur un muscle, parce que toutes ses extrémités musculaires sont paralysées à l'exception d'une seule, celle du filet qui se rend à ce muscle. Les expériences poursuivies dans cette voie, parlent toutes dans le même sens. M. Cl. Bernard a fait voir par une autre expérience que le curare paraît agir d'une façon élective sur les extrémités des nerfs moteurs. Il enlève sur une Grenouille les deux muscles gastro-cnémiens avec les filets nerveux qui s'y distribuent. Dans un verre de montre qui contient de la dissolution de curare, il place le nerf de l'un des muscles,

de façon à ce que le muscle soit bien à l'abri du contact du poison ; dans un autre verre de montre, contenant également du curare dissous, on met l'autre muscle, en ayant soin de tenir le nerf hors du verre. Or, c'est ce dernier nerf qui perd son action sur le muscle, tandis que celui qui était en contact direct avec le curare, conserve sa motricité.

On s'est tout naturellement demandé si cette action élective du curare restait bornée là où elle se fait sentir primitivement, ou bien si elle n'envahissait pas ensuite de proche en proche les fibres nerveuses de la périphérie vers le centre. C'est cette seconde manière de voir que l'on avait adoptée. Mais rien ne la justifie.

Les expériences démontrent au contraire que les troncs nerveux peuvent être soumis à l'influence du curare pendant plusieurs heures sans perdre leur motricité. J'ai vu, et j'ai cité ailleurs, un fait qui ne peut laisser de doute à cet égard. Sur une Grenouille, on avait étreint par une forte ligature un des membres postérieurs, à l'exception du nerf sciatique correspondant, puis on avait empoisonné l'animal au moyen d'une petite quantité de curare, introduite sous la peau du dos. Vingt-quatre heures après l'empoisonnement, il y avait encore des mouvements dans le membre lié, lorsqu'on venait à irriter fortement une autre partie du corps. Cette expérience est très-instructive, non-seulement en ce qu'elle montre que les nerfs peuvent être très-longtemps en contact avec le curare sans perdre leur excitabilité, mais encore en ce qu'elle fournit un argument très-puissant contre ceux qui admettent que le curare agit aussi en paralysant les parties centrales du système nerveux. J'avais moi-même cru autrefois que le curare exerçait une

influence assez prononcée sur les centres nerveux; mais j'ai vu depuis qu'il n'en est rien, au moins pendant une période très-longue du temps pendant lequel l'animal reste soumis à l'action du poison. Il y a bien, dans certains cas, une action excitatrice plus ou moins nette, qui se manifeste alors par des mouvements convulsifs ordinairement légers et de peu de durée; mais je dis qu'il n'y a pas d'action paralysante. Il est clair que, s'il en était autrement, si le curare agissait sur la partie centrale des nerfs ou sur le centre nerveux lui-même, on ne pourrait jamais, dans les expériences analogues à celles dont je viens de dire un mot, provoquer des mouvements dans les membres soustraits à l'action de cette substance, plusieurs heures après que l'intoxication est accomplie; car, dans ces conditions, les centres nerveux tout entiers et la partie centrale des nerfs destinés à ces membres sont complétement soumis à l'influence toxique, et devraient être alors paralysés depuis longtemps.

Je dois dire d'ailleurs que le résultat observé dans cette expérience est exceptionnel, quant à la durée de la possibilité des mouvements dans le membre lié. D'ordinaire, après trois ou quatre heures, le nerf qui se rend au membre lié paraît avoir perdu son excitabilité, mais il est facile de comprendre que c'est là une simple apparence. Ce sont les muscles, et non les nerfs, qui ont subi une modification: par suite de l'interception du cours du sang, leur contractilité a diminué, et les nerfs ne peuvent plus mettre cette contractilité en jeu. C'est exactement ce qui a lieu chez un animal non empoisonné et chez lequel on a interrompu la circulation dans un membre: la motricité des nerfs de ce membre semble disparaître avant l'irritabilité musculaire,

et cela, du centre vers la périphérie ; mais, en réalité, ce sont les muscles qui ne répondent plus, quoiqu'encore irritables, aux provocations de la motricité, et, il faut, jusqu'au moment où les excitations du nerf sont devenues tout à fait impuissantes, agir sur des points du nerf de plus en plus voisins des muscles, pour obtenir des contractions.

Le curare paraît donc porter son action, d'une façon non pas seulement élective, mais même exclusive, sur les extrémités périphériques des nerfs moteurs. Est-ce bien, du reste, sur ces extrémités qu'agit le curare? C'est là ce que plusieurs auteurs ont admis. Mais d'autres expérimentateurs, et je suis du nombre, pensent que le curare n'agit point du tout sur les fibres nerveuses elles-mêmes, pas plus, par conséquent, sur leurs extrémités périphériques que sur le reste de leur longueur. Pour nous, l'action du curare a pour effet d'interrompre la communication entre les fibres nerveuses et les fibres musculaires.

Sous l'influence du curare, les fibres nerveuses motrices ne subissent certainement pas de modifications physiologiques intrinsèques. En effet, M. Funke et d'autres physiologistes ont prouvé que ces fibres conservent leur force électro-motrice. Tous les phénomènes électriques s'y manifestent comme dans l'état normal, et il est difficile de ne pas voir là un indice de l'intégrité physiologique de ces fibres. Il y a d'ailleurs d'autres faits qui ont une signification toute semblable. Si le curare avait cette vertu bien singulière d'agir d'une façon spéciale sur les fibres nerveuses motrices, il devrait, à ce qu'il semble, influencer de la même façon toutes les fibres motrices du corps. Or, il n'en est rien. Tandis que les nerfs des membres sont

paralysés très-rapidement chez la Grenouille, assez rapidement chez les Mammifères, d'autres nerfs, le nerf phrénique entre autres, chez ces derniers animaux, conservent plus longtemps leur motricité. Mais de plus, il est toute une classe de nerfs moteurs dont la motricité n'est qu'affaiblie et persiste très-longtemps, peut-être indéfiniment, chez les animaux curarisés, tant que la circulation continue. Ce sont les nerfs du système grand sympathique. J'ai fait voir, en effet, que les nerfs vaso-moteurs et que les filets de ce système destinés à l'iris et aux autres parties de l'appareil oculaire, ont encore leur motricité deux et trois heures après que les nerfs sciatiques ont perdu leur excitabilité. Les nerfs pneumogastriques, lorsqu'on les excite, font encore contracter l'estomac, arrêtent encore les mouvements du cœur, chez le Chien, deux et trois heures après la disparition de la motricité de ces mêmes nerfs sciatiques, si l'on a entretenu jusque-là les mouvements du cœur au moyen de la respiration artificielle. J'ajoute que sur les Mammifères empoisonnés par le curare et soumis ainsi à la respiration artificielle, on constate que la branche du nerf oculo-moteur commun, destinée à l'iris, a seule conservé sa motricité ; car si l'on galvanise le tronc du nerf, il se produit une constriction de la pupille, tandis que les muscles oculo-moteurs restent immobiles. Comment expliquer cette immunité de certains nerfs moteurs, alors que d'autres perdent leur motricité, si le curare agit sur un élément anatomique déterminé, la fibre motrice? Il faudrait donc admettre des fibres motrices de diverses sortes, les unes qui sont modifiées profondément par le curare, d'autres qui ne le sont que légèrement, d'autres enfin qui ne le sont pas du tout. Où s'arrêter dans une telle voie ?

Je suis donc bien convaincu que le curare n'agit pas sur les fibres nerveuses dans leur trajet du centre nerveux jusqu'aux fibres musculaires. Mais agirait-il sur la partie des fibres nerveuses motrices qui entre en rapport immédiat avec les fibres musculaires? Il y a là évidemment des conditions spéciales: la fibre nerveuse s'est dépouillée de ses enveloppes extérieures, gaîne de Schwann et gaîne médullaire ; elle se trouve réduite au filament axile. Mais si les modifications se bornaient là, on comprendrait bien peu comment une substance toxique pourrait affecter le filament axile dans la fibre musculaire, alors qu'il le respecte dans le centre nerveux où il présente, en un certain point de son trajet, les mêmes conditions, l'absence de ces deux enveloppes. Il serait même bien difficile de se rendre compte de l'immunité si prolongée des fibres nerveuses dans le tronc d'un nerf soumis à l'action du curare; car il semble que ce poison devrait au bout de peu de temps traverser les gaînes qui entourent les filaments axiles et atteindre ces filaments eux-mêmes. Or, il faut tenir compte d'une autre disposition très-importante qui se trouve au point de contact de la substance contractile du faisceau musculaire primitif et de la fibre nerveuse, je veux parler de la plaque motrice terminale. Est-ce sur cette plaque que porte l'action du poison? Je dois dire que si elle n'est, comme le dit M. Rouget, qu'une sorte d'épanouissement du filament axile de la fibre nerveuse, il me paraît également bien difficile d'adopter cette hypothèse. On pourrait en effet se demander encore pourquoi le filament axile, par suite de ce simple changement de forme, devient apte à subir une action qui ne l'atteint pas dans les points où il offre sa disposition ordinaire. Mais la plaque motrice n'est-elle réellement que la

terminaison du filament axile? Nous devons reconnaître notre ignorance à cet égard, et s'il était démontré que l'action du curare porte sur cette plaque, il faudrait bien admettre que, sous les analogies apparentes entre cette plaque et le filament axile, se cache une différence profonde. M. Kühne a comparé les plaques motrices des parties empoisonnées à celles des parties saines, et il n'a constaté aucune dissemblance. D'autres observateurs ont cru apercevoir de légères altérations. Il me semble difficile de croire qu'il se produise, sous l'influence du curare, des modifications appréciables à l'aide de l'examen microscopique, et je suis très-porté à penser que c'est par suite d'une illusion que l'on a cru à l'existence d'une altération des plaques motrices. Ce n'est pas que je nie l'existence de modifications organiques quelconques, produites par le curare. Nous ne sommes plus au temps où l'on croyait aux altérations dynamiques pures. Mais ce que j'ignore, c'est la nature et le siége même de ces modifications. On pourrait encore supposer que c'est dans les fibres musculaires qu'elles résident, et l'on aurait en faveur de cette hypothèse deux considérations à faire valoir. D'abord, on sait que les fibres musculaires offrent aux agents chimiques une résistance moins grande que les fibres nerveuses, et l'on ne peut guère douter qu'il ne s'agisse, dans le curarisme, d'une action chimique. En second lieu, les recherches de M. Rosenthal sur la contractilité musculaire chez des animaux curarisés et la comparaison qu'il en a faite avec celle d'animaux de la même espèce, dans les conditions normales, ont fait voir que le curare diminue réellement quelque peu cette propriété physiologique. Cette diminution, toutefois, est bien faible ; et nous n'avons aucune donnée qui

nous autorise à admettre qu'il puisse y avoir une altération des muscles telle, que leur contractilité reste presque normale et que cependant elle ne réponde plus à l'excitation des nerfs.

Vous voyez combien est encore obscure cette question de l'action du curare. Nous ne savons pas, en définitive, où se produit son action et par quel mécanisme elle se produit. Ce poison rompt certainement les relations physiologiques entre la fibre nerveuse et la fibre musculaire, mais il semble bien que ce n'est pas par une action paralysante soit sur l'un soit sur l'autre de ces deux éléments anatomiques. Voilà ce que l'expérimentation nous paraît démontrer rigoureusement, et l'on n'est pas autorisé, dans l'état actuel de la science, à croire que l'on a trouvé dans cette substance toxique un moyen d'agir d'une façon isolée sur une espèce d'élément anatomique, c'est-à-dire sur la fibre nerveuse motrice. Nous sommes, je vous le répète, dans l'ignorance la plus profonde au sujet du mode d'action de cette substance : nous sommes obligés de nous en tenir au seul fait qui ressorte clairement de toutes les tentatives expérimentales entreprises jusqu'ici, à savoir que le curare, ainsi que je vous l'ai dit, rompt les communications physiologiques qui ont lieu, dans l'état normal, entre la fibre nerveuse et la fibre musculaire. Et ce fait attend encore et attendra peut-être longtemps une explication admissible.

Voilà donc un poison qui enraye d'une façon bien remarquable le mécanisme des nerfs moteurs ! Quels sont les phénomènes successifs de l'action normale de ces nerfs ? Il y a d'abord l'excitation des nerfs par les centres nerveux ; ensuite cette excitation est transportée par les cordons ner-

veux du centre jusqu'à la périphérie. Enfin il y a communication de l'excitation de la fibre nerveuse à la fibre musculaire. Or, c'est ici que le curare exerce son action ; la communication est devenue impossible. D'une part, la fibre nerveuse semble être encore dans un état physiologique normal ; de l'autre, la fibre musculaire est ou paraît être parfaitement saine, et cependant les excitations sont arrêtées et ne peuvent parvenir au muscle. Il est probable que l'immunité apparente de certains nerfs chez les animaux empoisonnés par le curare, tient à ce que les relations anatomo-physiologiques de ces nerfs avec les muscles auxquels ils se rendent, diffèrent d'une façon quelconque de celles qu'offrent les nerfs des membres avec les muscles de ces parties.

La brève analyse que nous venons de faire nous montre les actes successifs de la fonction des fibres nerveuses motrices, et nous fait voir en même temps combien sont variées les causes qui peuvent abolir la motricité. Les centres nerveux peuvent présenter des altérations qui rendent impossible l'excitation normale des fibres nerveuses ; les centres et les nerfs restant sains, il peut se produire une modification dans les points où les relations entre ces deux ordres d'organes s'établissent, modification analogue à celle que nous constatons à la périphérie des nerfs, sous l'influence du curare, et par suite de laquelle la communication des excitations centrales aux fibres nerveuses ne peut plus avoir lieu ; la fibre nerveuse elle-même peut avoir perdu son excitabilité ; elle peut perdre, peut-être plus ou moins, sa faculté de transmission, tout en restant excitable ; la communication de l'excitation nerveuse au muscle peut être rendue difficile ou même

impossible, et c'est ce que produit le curare; enfin, les fibres musculaires elles-mêmes peuvent être devenues inexcitables. L'observation pathologique, l'étude des poisons, nous montrent quelques-unes de ces conditions réalisées dans certains cas; il est probable que des études ultérieures nous montreront des exemples des diverses autres causes qui peuvent, ainsi que je viens de le dire, abolir les fonctions des nerfs moteurs.

Je reprends maintenant l'examen de la question qui m'a amené à vous parler du curare. Nous cherchons, vous le savez, si les fibres nerveuses sensitives doivent être considérées comme physiologiquement différentes des fibres nerveuses motrices. Sans doute, il y a une différence dans leurs fonctions, puisque les unes conduisent dans un sens centripète les impressions produites sur la périphérie, tandis que les autres ramènent du centre à la périphérie l'excitation motrice centrifuge. Mais y a-t-il une autre différence que celle-ci qui est purement fonctionnelle? L'excitabilité nerveuse est-elle la même dans les fibres motrices et dans les fibres sensitives? En d'autres termes, ces fibres, différentes par leurs fonctions, diffèrent-elles par leurs propriétés physiologiques?

Mais d'abord, il faut bien déterminer ce que l'on doit entendre par ces mots : propriétés physiologiques des fibres nerveuses. Qu'est-ce que la propriété physiologique d'une fibre nerveuse? Est-ce la motricité ou la sensitivité, comme on le dit si communément? Assurément non: la motricité, la sensitivité sont des aptitudes excitatrices; ce ne sont point des propriétés physiologiques spéciales dans le sens rigoureux du mot. L'action physiologique d'une fibre nerveuse, c'est-à-dire le résultat de sa mise en activité, est une ex-

citation des centres nerveux ou une excitation des éléments musculaires ; les fibres nerveuses sont aptes par conséquent à produire ces résultats, et ce sont ces aptitudes que l'on nomme motricité, sensitivité, excito-motricité, etc. Une pile galvanique est apte à provoquer des contractions musculaires lorsqu'on met ses pôles en rapport avec un muscle, à mettre en jeu les fibres nerveuses lorsque le courant passe par ces fibres; et il se produit, dans ce dernier cas, des mouvements ou une excitation des centres nerveux, suivant qu'il s'agit de fibres motrices ou de fibres sensitives. Dira-t-on, en langage rigoureusement scientifique, que la pile a des propriétés physiologiques qui consistent dans son pouvoir de déterminer des contractions musculaires ou des excitations nerveuses? On sent combien une pareille manière de s'exprimer serait vicieuse: la pile possède des propriétés électriques, et la mise en activité de ces propriétés peut mettre en jeu les propriétés physiologiques de tels ou tels éléments. En un mot, la pile agit comme excitateur, elle fait passer à l'état d'activité les propriétés physiologiques de ces éléments. Or, les fibres nerveuses doivent être considérées de la même façon; elles ont une propriété physiologique spéciale, et lorsque cette propriété devient active, les éléments anatomiques avec lesquels ces fibres sont en rapport entrent eux-mêmes en activité, si toutefois toutes les conditions sont normales. Je prends une autre comparaison qui fera, je l'espère, comprendre encore mieux ma pensée. Je vois que parmi les muscles, il en est qui servent à mouvoir les os, d'autres à tenir des orifices plus ou moins complétement fermés, d'autres à resserrer plus ou moins les vaisseaux, etc. Dirons-nous que la propriété physiologique des fibres musculaires qui s'attachent à des os, c'est de faire

mouvoir ces os? Dirons-nous que c'est, permettez-moi ce mot hybride, l'ostéo-motricité? Ferons-nous aussi des propriétés spéciales pour chacune des autres catégories de fibres musculaires? Il est clair que nous commettrions là un abus des plus regrettables de langage. Ce sont là des usages, des actions de fibres musculaires, ce ne sont pas leurs propriétés. La propriété des fibres musculaires c'est la contractilité, et lorsque cette propriété entre en jeu, il y a des résultats divers produits selon les connexions anatomiques de ces fibres. Or, remarquons-le bien : ce que nous appelons la propriété des fibres musculaires, c'est-à-dire la contractilité, existe indépendamment de l'effet produit. Que ces fibres soient dans leurs rapports normaux, que ces rapports soient complétement rompus, que les fibres musculaires, par exemple, soient séparées à leurs deux extrémités de leurs points d'attache, la propriété physiologique, la contractilité n'en persistent pas moins; elles peuvent encore entrer en jeu.

Eh bien! il en est certainement pour les fibres nerveuses de même que pour les fibres musculaires. Les fibres nerveuses ont aussi une propriété physiologique intrinsèque, tout à fait indépendante de l'effet produit par leur mise en activité : elles agissent sur les centres nerveux ou sur les muscles, en jouant le rôle d'excitateurs. Pour qu'une propriété physiologique mérite ce nom, il faut absolument ce caractère, à savoir qu'elle soit intrinsèque.

Si nous n'éprouvons aucun embarras à déclarer que la motricité et la sensitivité ne sont pas les propriétés physiologiques des fibres nerveuses, et que ces fibres ont une propriété physiologique véritable, intrinsèque, il nous faut avouer que nous ne savons pas au juste en quoi elle con-

siste. Pour la fibre musculaire, rien de plus simple; il s'y passe un phénomène qui frappe les yeux, elle se contracte. La propriété en vertu de laquelle la fibre musculaire se contracte se nomme contractilité, et la contraction est la mise en activité de cette propriété. Dans la fibre nerveuse, au contraire, il ne se passe rien qui soit directement reconnaissable, tangible : seuls, les phénomènes électriques intimes peuvent y être constatés. Or, je vous ai dit qu'il n'est pas prouvé d'une façon bien nette que ces phénomènes ne soient pas simplement surajoutés, mais ces phénomènes nous ont appris, en tout cas, qu'il y a une modification matérielle qui se produit dans les fibres nerveuses sous l'influence des excitations. C'est cette modification passagère qui constitue le mode d'activité des fibres nerveuses; elle est évidemment indépendante de l'effet produit à l'une ou à l'autre extrémité des fibres nerveuses, hors de ces fibres : la propriété que possèdent ces fibres d'éprouver cette modification, est leur propriété physiologique.

Comment désigner cette propriété physiologique des fibres nerveuses? Lui donnera-t-on le nom d'excitabilité? Ce nom ne convient certainement pas. Il pourrait, en effet, s'appliquer tout aussi bien à une autre espèce quelconque d'élément anatomique. Tout élément anatomique vivant est excitable, et, suivant son mode d'activité, il répond d'une façon particulière à l'excitation qu'il reçoit. L'excitabilité, en un mot, est une propriété vitale commune.

Faute d'une meilleure détermination, on peut, avec M. Lewes, donner à la propriété physiologique des fibres nerveuses le nom de *neurilité;* c'est là ce qui correspondra à la contractilité des fibres musculaires. Quant à la

modification elle-même, c'est-à-dire au mode spécial d'activité des fibres nerveuses correspondant à la contraction musculaire, nous n'avons malheureusement aucun nom à lui donner. Si le mot était plus euphonique, on pourrait peut-être l'appeler *neuréréthisme*.

La neurilité est-elle la même dans les fibres nerveuses sensitives et dans les fibres nerveuses motrices, les seules que nous examinions dans ce moment de ce point de vue? Y a-t-il une neurilité sensitive et une neurilité motrice, différentes l'une de l'autre? À priori, on n'éprouve aucune difficulté à admettre que la neurilité est la même dans les deux sortes de fibres, à dire par conséquent que la neurilité est la propriété physiologique de la fibre nerveuse, comme la contractilité est la propriété de la fibre musculaire, quel que soit le rôle fonctionnel du muscle auquel elle appartient. Mais, sommes-nous autorisés à considérer ainsi la neurilité? Jusqu'ici nous n'avons vu, entre les diverses fibres, aucune différence qui fût absolument contraire à cette manière de voir, mais nous n'avons pas terminé la revue que nous voulons faire des expériences qui ont été invoquées dans ce débat physiologique.

Je reviens encore une fois sur cette expérience citée plus haut, dans laquelle on empoisonne la moitié antérieure du corps d'une Grenouille avec le curare, tandis que la moitié postérieure est mise à l'abri du poison par une ligature qui comprend toute la région moyenne, à l'exception des nerfs lombaires. Je vous ai montré cette expérience, et je vous ai fait voir que l'on constate ainsi que les parties soumises à l'intoxication conservent encore leur sensibilité, alors que la motricité y est entièrement abolie. Et nous avons vu que l'effet est encore bien plus saillant lorsque l'on

fait absorber de la strychnine à l'animal, une fois que l'empoisonnement par le curare est achevé. Or, que prouve cette expérience? Ne pouvons-nous pas interpréter le résultat tout aussi bien en admettant l'identité de la neurilité dans les deux sortes de fibres qu'en adoptant l'opinion des physiologistes qui veulent que la propriété des fibres sensitives soit différente de celle des fibres motrices? Rien de plus simple, comme vous allez le comprendre. Le curare, ai-je dit, a pour effet d'interrompre la communication physiologique entre les fibres nerveuses et les fibres motrices; il sépare, pour ainsi dire, la fibre nerveuse de la fibre musculaire. La fibre nerveuse motrice, une fois cette sorte de séparation accomplie, ne peut naturellement plus mettre en jeu la contractilité musculaire; lorsque nous excitons cette fibre, sa neurilité entre en activité, mais en vain. Il se passe là ce qui a lieu dans un muscle dont on aurait coupé les tendons d'insertion et qu'on viendrait à exciter; il n'y aurait plus aucune action sur les os. Quant aux fibres nerveuses sensitives, leur neurilité entre en jeu également sous l'influence des excitants, mais elles ont conservé leurs rapports physiologiques avec les centres nerveux, et elles peuvent ainsi faire entrer ces centres en activité. Ainsi, pour moi, la fibre motrice et la fibre sensitive chez un animal soumis à l'empoisonnement par le curare, sont exactement dans le même état, au point de vue de leur propriété physiologique; mais, dans l'une, dans la fibre motrice, la neurilité reste impuissante à cause de l'obstacle qui s'oppose à ce qu'elle agisse sur la fibre musculaire; dans l'autre, dans la fibre sensitive, la neurilité devenue active sous l'influence d'un excitant, peut mettre en jeu les centres nerveux avec lesquels elle a conservé ses

communications physiologiques. La dissemblance de l'effet du curare sur les deux sortes de fibres dépend si bien uniquement des relations physiologiques différentes des unes et des autres à leurs extrémités périphériques, qu'il suffit de transformer les fibres sensitives en fibres motrices pour leur enlever leur immunité. Si l'on coupe transversalement le nerf hypoglosse d'un côté, ou si l'on arrache toute sa partie centrale, on voit, au bout de quelques jours, le nerf lingual correspondant, qui jusque-là n'avait pas d'action motrice sur la langue, acquérir une motricité considérable. Or, si l'on empoisonne avec du curare un animal, un chien par exemple, qui a subi cette opération depuis une quinzaine de jours, et si on le soumet à la respiration artificielle jusqu'à ce que les nerfs perdent leur motricité, on constate que le nerf lingual, devenu moteur par suite de la paralysie du nerf hypoglosse, perd sa motricité comme les autres nerfs moteurs.

Nous pouvons résumer ce qui précède en disant que le curare n'agit pas sur la propriété physiologique des fibres nerveuses motrices; il ne fait que rendre impossible leur action sur les muscles; il abolit les fonctions des nerfs moteurs. Il faut donc chercher ailleurs des preuves de la différence entre les propriétés des fibres motrices et les propriétés des fibres sensitives.

M. Flourens a fait connaître aussi des expériences très-intéressantes qui ont paru tout d'abord permettre d'abolir à volonté la propriété physiologique des fibres sensitives en respectant les fibres motrices, ou inversement, de supprimer la motricité en laissant intacte la sensitivité dans un tronc nerveux mixte. Je vais répéter devant vous ces expériences

et vous verrez qu'elles n'ont pas la signification qu'on avait cru pouvoir leur attribuer.

Dans les expériences destinées à abolir la sensitivité des nerfs mixtes, on injecte dans l'artère crurale d'un chien une poudre inerte, de la poudre de lycopode, par exemple, en suspension dans une petite quantité d'eau. L'injection est pratiquée de la périphérie vers le cœur. Je pratique l'injection sur ce chien, il ne donne aucun signe de douleur. Le voilà détaché: il y a une paralysie des deux membres postérieurs. Je mets un des nerfs sciatiques à nu ; nous le pinçons, nous l'excitons, et vous pouvez constater qu'il se produit des contractions dans les muscles de la jambe, tandis qu'il n'y a aucun indice de douleur. Le nerf a donc conservé sa motricité, mais il a perdu toute sensibilité. Comment ce phénomène peut-il s'expliquer? Vous avez vu que l'injection a été faite vers le cœur. La poudre de lycopode a été lancée jusque dans la partie postérieure de l'aorte : là, elle a été repoussée en arrière vers les membres par l'ondée sanguine venue du cœur; mais, en même temps, elle a pénétré dans les artères lombaires et de là dans les branches qui se rendent à la moelle épinière. Toutes ces artères ont été obturées immédiatement ainsi que celles des membres. La substance grise de la moelle, sous l'influence de cette interruption brusque de la circulation, a perdu sur-le-champ ses fonctions, et a cessé de pouvoir servir soit à la transmission des excitations sensitives, soit à celle des provocations motrices. Aussi y a-t-il paralysie de la motilité spontanée; de plus l'excitation du nerf sciatique ne peut plus produire de douleurs. Au contraire, l'interruption de la circulation laisse persister encore quelque temps les propriétés des nerfs et

des muscles ; on comprend, par conséquent, que l'excitation du nerf sciatique, qui ne provoque plus de douleur, détermine encore des contractions musculaires. Dans ces sortes d'expériences il n'y a donc pas abolition de la propriété physiologique des fibres sensitives des nerfs mixtes; mais ces fibres, lorsque leur activité est mise en jeu, ne peuvent plus exciter de la douleur ni des réactions réflexes, parce que les éléments anatomiques avec lesquels elles sont en rapport à leur extrémité centrale, c'est-à-dire les cellules de la substance grise, sont dépouillés de leurs aptitudes fonctionnelles par suite de l'arrêt du cours du sang dans la région correspondante de la moelle épinière.

M. Flourens fait les expériences qui ont pour but d'abolir la motricité des nerfs mixtes, à l'aide de diverses substances plus ou moins irritantes, d'huiles essentielles par exemple, qu'il injecte dans une des artères crurales. Je vais répéter cette expérience. Ici, il est indifférent que l'injection soit faite de la périphérie vers le cœur, ou dans le sens inverse : toutefois, on le conçoit, ce n'est que dans le premier cas que l'effet se produit, du même coup, dans les deux membres postérieurs. J'injecte 2 ou 3 grammes d'essence de bergamote dans l'artère crurale de ce Chien, dans le premier sens. Il y a une douleur assez vive; le chien est paralysé de tout le train postérieur. Je mets un des nerfs sciatiques à nu, je le presse entre les mors d'une pince : il y a aussitôt de la douleur que l'animal accuse par ses cris, mais on n'observe aucun mouvement du membre correspondant. L'explication est encore ici très-simple : les essences injectées dans les vaisseaux produisent sur-le-champ une altération chimique des mus-

cles. Ils sont tués, mais le nerf est resté intact pour le moment. Lorsqu'on l'excite, les muscles ne peuvent plus répondre à ses provocations ; il n'y a aucun mouvement dans le membre, tandis qu'il y a de la douleur, parce que la moelle épinière a conservé ses fonctions. Ce n'est donc pas encore ici sur la propriété des fibres nerveuses qu'on a agi, mais c'est leur action sur les muscles qu'on a abolie en détruisant l'irritabilité musculaire.

Nous voyons, dans cette dernière expérience, un exemple bien remarquable de la résistance qu'offrent les tubes nerveux aux agents chimiques susceptibles d'agir sur la matière organisée. Les essences et plusieurs autres substances altèrent profondément le tissu musculaire, le cadavérisent en quelque sorte, et les nerfs exposés à la même influence, de la même façon, demeurent intacts pendant un certain temps et conservent leurs propriétés vitales.

Ces expériences de M. Flourens ne sauraient donc, ainsi que nous venons de le voir, être considérées comme apportant un appui à l'hypothèse d'après laquelle la propriété physiologique des fibres sensitives serait différente de celle des fibres motrices. Il nous reste encore à examiner quelques arguments qui pourraient être invoqués par ceux qui admettent cette hypothèse. Mais, je vous le dis d'avance, nous allons voir l'identité des propriétés physiologiques des fibres motrices et sensitives devenir de plus en plus vraisemblable, et je crois qu'à la fin de ces études vous serez, comme moi, convaincus de la réalité de ce principe qui domine toute la physiologie générale des nerfs.

ONZIÈME LEÇON.

30 juin 1864.

DÉGÉNÉRATION DES NERFS SÉPARÉS DES CENTRES NERVEUX.

Les propriétés physiologiques des fibres nerveuses ne sont pas des forces d'emprunt puisées dans les centres nerveux. — Durée de l'excitabilité dans les nerfs séparés des centres nerveux. — Par quel mécanisme y disparaît-elle ? — Phénomènes de dégénération dans les nerfs. — Méthode Wallérienne.

Les expériences dont nous avons discuté les résultats, et qui avaient paru fournir des appuis solides à l'opinion d'après laquelle les fibres des nerfs sensitifs auraient des propriétés différentes de celles des fibres motrices, ont perdu complétement la signification qu'on leur avait attribuée, dès que nous les avons soumises à une critique rigoureuse. Nous avons vu que ce n'est pas sur la propriété physiologique des fibres nerveuses qu'on agit, soit par le curare, soit par les injections de poudres inertes ou d'huiles essentielles dans les artères, mais que c'est uniquement sur les fonctions de ces fibres nerveuses. En d'autres termes,

ce ne sont pas les fibres nerveuses elles-mêmes qui sont modifiées par ces moyens expérimentaux ; mais ce sont les éléments anatomiques avec lesquels elles sont en relation qui subissent des altérations plus ou moins profondes, quoique inappréciables par nos moyens actuels d'investigation ; ou bien ce sont les communications physiologiques entre les fibres nerveuses et ces éléments qui sont interrompues par un mécanisme dont le secret nous échappe complétement jusqu'à présent.

Nous avons été amenés par la discussion de ces expériences à préciser le sens dans lequel on doit entendre la propriété physiologique d'une fibre nerveuse. Nous avons désigné cette propriété sous le nom provisoire de *neurilité*, et je vous ai dit que rien *à priori* ne s'oppose à ce que l'on considère cette propriété comme identique dans les fibres nerveuses sensitives et motrices. Supposons pour le moment qu'il en soit bien ainsi. Il est clair que la neurilité ne peut être appelée à juste titre une propriété des fibres nerveuses, que s'il est prouvé qu'elle est pour ces fibres un attribut indépendant, qu'elle leur appartient bien en propre, qu'elle ne leur est pas communiquée par les centres nerveux : or, il est des physiologistes qui ont prétendu et qui prétendent peut-être encore que les propriétés physiologiques des nerfs ne sont que des forces d'emprunt, puisées dans les centres nerveux par les fibres nerveuses, et ne pouvant exister dans ces éléments qu'autant que leurs relations avec les centres sont intactes. Que devons-nous croire ?

A vrai dire, cette manière de voir paraît tout d'abord inadmissible ; pourquoi même ne le dirais-je pas ? Elle est incompréhensible. Que veut-on dire, quand on parle de

propriétés qui sont puisées par des éléments anatomiques dans d'autres éléments anatomiques? Qu'est-ce que des propriétés physiologiques d'emprunt? Comment la *propriété physiologique* d'une fibre nerveuse peut-elle être une émanation dérivée du centre nerveux?

Mais n'essayons pas une réfutation théorique. Aussi bien, il y a des obscurités savantes que le raisonnement seul ne réussit pas toujours à dissiper entièrement, et il s'agit heureusement d'une question qui peut être soumise à ce qui peut être considéré comme l'*ultima ratio* en physiologie, c'est-à-dire à l'épreuve des faits expérimentaux.

Interrogeons les faits; que disent-ils? Nous avons ici un centre, la moelle épinière; d'autre part, un organe qui va se contracter, le muscle, et, entre les deux, un nerf. Si nous sectionnons le nerf, si nous le séparons du centre, et si nous pinçons le bout périphérique, nous obtenons une contraction musculaire; le nerf a donc conservé sa propriété. Or, si l'hypothèse que nous examinons était fondée, nous ne devrions plus voir se manifester aucun mouvement, car le nerf, ainsi séparé des centres nerveux, devrait perdre la propriété qu'il leur empruntait. Il semble que cette simple observation, faite depuis si longtemps, et si souvent répétée par les expérimentateurs, aurait dû suffire pour faire abandonner l'hypothèse dont il s'agit. Comment! Les propriétés des nerfs ne sont que des forces d'emprunt, j'interromps la communication entre les nerfs et la source où ils puisaient ces propriétés, et cependant elles subsistent! Cette difficulté n'a point arrêté les partisans de l'hypothèse en question.

Pour se tirer d'embarras, il leur suffisait de supposer que la force n'est pas empruntée au fur et à mesure des

besoins du moment, mais qu'elle est accumulée dans les fibres nerveuses. Lorsque l'on coupe un nerf, on ne fait que rendre impossible, pour ainsi dire, le renouvellement de la provision. Une fois la section faite, la partie périphérique du nerf dépense peu à peu la force nerveuse qu'elle contenait, et lorsque la provision est épuisée, le nerf a perdu toute activité possible.

Est-il besoin de réfuter sérieusement une conception si ingénieuse ? Disons cependant, pour ceux qu'elle pourrait avoir séduits, que les expériences les plus décisives démontrent qu'elle n'a aucune valeur. Si l'on galvanise le bout périphérique d'un nerf ainsi coupé, on épuise sa motricité ; jusque-là, rien qui soit en désaccord avec cette manière de voir. Mais, si l'on examine le nerf après l'avoir laissé reposer pendant quelque temps, on trouve qu'il a recouvré son excitabilité. Comment se fait cette récupération, puisque le nerf est séparé des centres nerveux ? On pourrait croire que l'hypothèse est ainsi définitivement renversée ; rien n'est vivace comme certaines hypothèses ! Il va suffire d'un nouvel effort d'imagination pour sauver celle-ci, au moins provisoirement. Lorsqu'on galvanise un nerf, on n'épuise en général que la partie du nerf qui est située entre les électrodes ; la portion du nerf qui est au delà des électrodes, entre ceux-ci et la périphérie, conserve son excitabilité. Eh bien ! la force accumulée dans cette dernière portion se répand bientôt en partie, dit-on, dans la portion du nerf qui a été épuisée, et lui rend ainsi son excitabilité. Que dire de cette nouvelle hypothèse ? Sur quels faits s'appuie-t-elle ? Comment pourrait-elle tenir en présence des expériences qui démontrent que le bout périphérique d'un nerf recouvre encore son excitabilité, alors même que

les électrodes de la pile ont été placés, l'un près de l'endroit de la section et l'autre au niveau de l'entrée du nerf dans le muscle, c'est-à-dire alors que toute la longueur du nerf a été épuisée par l'excitation galvanique ? Et que devient-elle, à plus forte raison, devant les faits qui prouvent que le bout périphérique d'un nerf, dans le premier jour qui suit le moment de la section, peut perdre et recouvrer ainsi plusieurs fois son excitabilité ? Du reste, nous allons voir bientôt des résultats expérimentaux qui établissent d'une façon si décisive que les propriétés des nerfs ne sont pas des emprunts faits aux centres nerveux, qu'il est inutile d'insister sur la réfutation de vaines hypothèses.

Mais avant d'en venir à ces résultats, je dois m'arrêter quelques instants pour vous parler des phénomènes remarquables que nous montre l'étude des nerfs séparés des centres nerveux par une section transversale, ou par une excision. Les nerfs, avons-nous dit, perdent leur excitabilité dans ces conditions, mais ils ne la perdent pas aussitôt après l'opération. Or, nous devons nous demander si la disparition de l'excitabilité se fait d'une façon régulière, si elle a lieu au bout d'un temps variable, ou, au contraire, après un temps à peu près fixe. Puis nous avons à examiner aussi les modifications qui se produisent dans la structure des fibres nerveuses.

J. Müller et Sticker, après avoir reséqué le nerf sciatique sur deux Lapins et un Chien, examinèrent si le bout périphérique conserve indéfiniment son excitabilité. Or, ils virent que cette excitabilité avait entièrement disparu chez le Chien, deux mois et demi après l'opération, chez un des Lapins après onze semaines, et chez l'autre, au bout de cinq semaines Steinrück constata la disparition de l'exci-

tabilité au bout de quatre semaines. En 1840, Günther et Schön cherchèrent à déterminer ce temps chez les Mammifères avec une plus grande exactitude. Ils coupèrent un nerf, et, excitant après douze heures le bout périphérique, obtinrent encore du mouvement. Cependant la motricité était diminuée. Elle était encore plus diminuée après vingt-quatre heures, et encore plus après deux jours. Enfin le quatrième jour il n'y avait plus d'excitabilité motrice. Tandis que l'on arrivait en Allemagne à ces données, M. Longet, en France, obtenait de son côté, et d'une façon encore plus précise, des résultats tout à fait semblables : il expérimenta sur un plus grand nombre d'animaux, et établit en loi que, chez tous les Mammifères, les nerfs perdent leur excitabilité quatre jours après leur séparation des centres nerveux.

M. Longet a montré de plus que la perte de l'excitabilité a lieu du centre à la périphérie, de telle sorte que plus on s'éloigne de l'époque à laquelle a été faite la section, plus il faut que l'excitation soit produite sur des points du nerf voisins de la périphérie, pour obtenir des contractions. M. Stannius a constaté le même fait sur des Grenouilles.

D'ailleurs, cette disparition de l'excitabilité dans les nerfs moteurs suit toujours cette marche, et c'est ainsi qu'elle se fait dans ces mêmes nerfs après la mort.

M. Schiff a pu reconnaître que l'excitabilité des fibres sensitives, chez les Mammifères, est également abolie au bout de quatre jours. Pour arriver à constater ce fait intéressant, il avait coupé sur un Chien la racine sensitive du deuxième nerf cervical, entre le ganglion spinal et la moelle. Dans ces conditions, ainsi que j'aurai occasion de vous le dire tout à l'heure, le bout médullaire de la racine s'atro-

phie : or, ce bout excité après quatre jours n'était plus sensible. Il est probable que si la recherche eût été possible, on eût trouvé que la sensibilité de ce bout s'était perdue progressivement de l'endroit de la section jusqu'à l'entrée de la racine dans la moelle.

Toujours est-il que la sensibilité des nerfs disparaît après la mort de cette façon, c'est-à-dire de la périphérie vers le centre. Voilà donc des phénomènes importants qui se produisent d'une façon inverse dans les deux sortes de fibres nerveuses; et l'on a pu croire que l'on possédait là un argument tendant à prouver que les fibres sensitives diffèrent profondément des fibres motrices. Mais cet argument est tout aussi illusoire que ceux que nous avons examinés précédemment. La différence de la marche que suit la disparition de l'excitabilité dans ces deux sortes de fibres, peut s'expliquer de la façon la plus simple, sans qu'on soit obligé d'invoquer une prétendue dissemblance de leurs propriétés. Il suffit en effet d'admettre, ce qui ne peut pas être mis en doute, que l'excitabilité et la conductibilité diminuent dans les fibres nerveuses, après la mort, d'une façon progressive, jusqu'au moment où elles disparaissent complétement. Avec ce point de départ, nous pouvons nous rendre compte bien facilement des phénomènes en question. S'il s'agit de fibres nerveuses motrices, on observera, peu de temps après la mort, qu'une excitation d'une certaine intensité, faite sur un point assez distant de la périphérie, et qui, pendant la vie, aurait provoqué une contraction musculaire, n'en détermine plus. Il faudra, pour obtenir une contraction, ou bien augmenter la force de l'excitation, ou bien la faire porter sur un point des fibres nerveuses plus rapproché des muscles, car dans le

cas supposé, l'excitation, à cause de la distance à parcourir et de la moindre excitabilité des fibres nerveuses, ne peut plus se propager jusqu'à leurs extrémités périphériques. Et l'on comprend bien que l'on sera obligé d'augmenter de plus en plus la force de l'excitation et de se rapprocher de plus en plus des muscles, au fur et à mesure que le temps écoulé depuis la mort sera plus considérable. Ne voit-on pas de même que, pour la même raison, on sera dans la nécessité d'augmenter l'excitation, et de la faire porter sur des points de plus en plus rapprochés des centres, s'il s'agit de nerfs sensitifs. De plus, pour ces nerfs, il y a une autre condition qui joue un grand rôle. C'est l'extinction rapide des propriétés et fonctions de la moelle épinière. Cette condition force évidemment aussi à rendre l'excitation de plus en plus vive pour obtenir un effet, et aussi à agir sur des points de plus en plus rapprochés de la moelle épinière.

C'est en comparant la durée de l'excitabilité des nerfs, après qu'ils ont été coupés, à la durée de l'irritabilité des muscles animés par ces nerfs, que M. Longet a fait connaître une des preuves les plus puissantes que l'on puisse invoquer pour démontrer l'indépendance de l'irritabilité musculaire. Il a fait voir que, tandis que la motricité des nerfs est entièrement abolie quatre jours après leur section, l'irritabilité musculaire persiste dans les muscles correspondants pendant plus de douze semaines. Et ce n'est certes pas là la limite de la survie de l'irritabilité musculaire. MM. Brown-Séquard et Martin-Magron l'ont vue, dans certains muscles, survivre plus de deux ans à la section ou à l'arrachement des nerfs destinés à ces muscles. Nous-mêmes nous avons fait des observations du même

genre : il est vrai de dire que dans les cas que nous avons eus sous les yeux, les bouts périphériques des nerfs coupés s'étaient régénérés plus ou moins complétement, quoiqu'il n'y eût pas eu toujours réunion de ces bouts avec les bouts centraux dont on les avait séparés par l'opération.

Cet argument de M. Longet prend une force bien plus grande encore, lorsque l'on connaît les modifications qui se produisent dans les nerfs, après qu'ils ont été soumis à une section complète ou à une excision. Ce sont ces modifications que nous allons examiner, en étudiant le mécanisme par lequel se fait la disparition de l'excitabilité des nerfs dans ces conditions.

Lorsque l'on supposait que la motricité était une force empruntée aux centres nerveux et accumulée dans les nerfs, il fallait, pour s'expliquer comment cette force disparaissait du bout périphérique d'un nerf coupé, supposer qu'elle s'écoulait peu à peu par les extrémités périphériques, jusqu'à épuisement complet de cette sorte de provision. Aujourd'hui, nous n'avons plus besoin de cette singulière hypothèse, puisque nous savons que la neurilité n'est pas une force d'emprunt, mais qu'elle appartient en propre aux fibres nerveuses, qu'elle est leur attribut physiologique spécial et indépendant. Nous sommes tenus de chercher une autre explication du mode d'extinction des propriétés des fibres nerveuses. L'explication qui paraît la plus naturelle, est celle qui repose sur les modifications de structure que présentent les fibres nerveuses, peu de temps après leur séparation des centres nerveux. Ces modifications, il est vrai, ne sont pas appréciables dès les premiers jours ; et ainsi, le quatrième jour, au moment où l'on ne trouve plus d'excitabilité dans le bout périphérique d'un

nerf coupé, on ne peut pas encore d'ordinaire saisir une altération manifeste des fibres de ce nerf : mais on ne peut guère douter cependant qu'il n'y ait déjà quelque changement réel dans la structure de ces fibres. Le microscope est certainement un instrument très-puissant d'investigation, mais il est bien évident que ses indications sont encore extrêmement grossières, eu égard à l'infinie délicatesse des modifications que peuvent subir les éléments anatomiques. Le cinquième jour déjà, en comparant avec soin les fibres du bout périphérique du nerf coupé aux fibres d'un nerf resté intact, on commence à constater quelques indices légers de l'altération qui va se produire.

Avant M. Augustus Waller, on avait déjà reconnu l'altération des nerfs séparés des centres nerveux ; mais c'est à ce physiologiste que l'on doit certainement les données les plus précises et les plus importantes que l'on ait sur ce sujet. Depuis, la question a été soumise de nouveau à un examen approfondi par plusieurs expérimentateurs, par M. Schiff, entre autres. Le résultat de ces nouvelles recherches a été, en grande partie, une confirmation des travaux de M. Waller.

Les premiers indices d'altération dont j'ai parlé ne consistent qu'en une diminution de la transparence des fibres nerveuses ; leur contenu semble tendre à devenir un peu nuageux ; les bords des fibres sont moins nettement dessinés : toutefois, je le répète, ce ne sont là que des indices très-légers et qui ne peuvent d'abord être reconnus que par voie de comparaison. Vers le huitième jour après la section d'un nerf, les fibres de son bout périphérique sont déjà bien modifiées ; leur contenu offre un aspect manifestement trouble ; le double bord, qui limite les fibres de

chaque côté, est irrégulier, interrompu par places ; il semble que la substance médullaire devient comme étranglée de distance en distance, et qu'elle est sur le point de se segmenter. En effet, c'est ce qui ne tarde pas à arriver et le dixième jour, quelquefois même plus tôt, cette substance est comme disloquée, divisée en segments de longueur variable. Il y a une sorte de coagulation de cette substance en petites masses. Les jours suivants, la segmentation fait de nouveaux progrès, et la gaîne de Schwann de chaque tube nerveux renferme des gouttes d'aspect graisseux, plus ou moins régulièrement arrondies, d'abord assez grosses, puis devenant de plus en plus petites, par suite de la division qui continue à s'y opérer. Après un mois ou six semaines, cette segmentation est devenue plus complète, la matière médullaire est réduite en globules de faibles dimensions. Ces granulations de la matière médullaire diminuent de plus en plus de volume, et, après deux ou trois mois, l'on ne voit plus dans la fibre nerveuse que des granulations si fines, qu'elles ressemblent à une poussière qui remplirait la gaîne conjonctive. Enfin, ces granulations disparaissent.

Nous arrivons alors à l'altération ultime. La gaîne de Schwann revient sur elle-même, et se plisse si bien, que, lorsqu'on examine un certain nombre de fibres nerveuses primitives juxtaposées, on croirait voir, sur le champ du microscope, un faisceau de tissu conjonctif filamenteux. La coloration blanche des fibres nerveuses est détruite par la disparition de la matière médullaire. Les nerfs deviennent grisâtres. Les gaînes peuvent persister dans cet état indéfiniment.

Lorsque les nerfs sont ainsi altérés, l'adhérence réci-

proque des fibres nerveuses peut avoir diminué, et alors on remarque ce qui a été observé par Nasse et par M. Schiff, à savoir que l'on peut, plus facilement que dans l'état normal, écarter avec des aiguilles les fibres nerveuses les unes des autres. Mais ce n'est pas là un fait général. Dans les expériences que j'ai faites avec M. Philipeaux, c'est surtout chez les Oiseaux, et, parmi les Mammifères, chez les Rongeurs, que j'ai vu les fibres nerveuses des nerfs atrophiés à la suite d'une section, se dissocier plus aisément que dans l'état normal. Mais il en était autrement dans un grand nombre de nos expériences faites sur des Chiens. Les fibres nerveuses étaient dans ce cas bien plus difficiles à écarter les unes des autres. Il semblait que le tissu conjonctif qui existe en petite quantité entre les fascicules de fibres nerveuses, s'était hypertrophié et était devenu plus tenace. Il en était bien réellement ainsi dans la plupart des expériences de transplantation que nous avons instituées. Le tronçon nerveux transplanté (chez des Chiens) était quelquefois devenu plus gros qu'au moment de l'opération, et, de plus, on éprouvait la plus grande difficulté à dissocier les restes des fibres nerveuses.

Aussi est-ce chez les Rongeurs, Lapin, Rat, ou sur les Oiseaux, Poule, Pigeon, que l'on peut le plus facilement se rendre compte de l'état des fibres d'un nerf séparé des centres nerveux, lorsque la dégénération est arrivée à sa dernière période. Si l'on écarte ces fibres, et si on les examine au microscope, on voit qu'elles ont encore un diamètre assez grand, et l'on constate bien l'état plissé de la gaîne de Schwann. Cette gaîne contient encore çà et là quelques très-fines granulations graisseuses en séries longitudinales, derniers vestiges de la substance médullaire ;

on peut y reconnaître aussi très-souvent des gouttes et gouttelettes d'une substance très-transparente, n'ayant pas d'éclat gras ni de réfringence bien notable, et dont nous n'avons pas pu déterminer la nature. Enfin, il y a souvent aussi de fines granulations graisseuses au dehors même des tubes nerveux, ce qu'on ne peut bien voir que sur de petits fascicules de tubes non dissociés. Lorsqu'on fait agir sur les tubes ainsi dépourvus de matière médullaire, de l'acide acétique, on voit immédiatement apparaître les noyaux des gaînes de Schwann.

Il est une partie dont nous n'avons pas parlé dans cet examen des altérations des fibres nerveuses, ce sont les filaments axiles. M. Waller avait cru qu'ils disparaissent; M. Schiff a montré qu'ils persistent. Il a retrouvé le filament axile dans les fibres nerveuses de nerfs coupés depuis cinq mois chez des Mammifères. Nous avons également reconnu l'existence de ce filament au bout de plus de six mois. Il me paraît bien probable qu'il persiste au-delà de ce temps. Je suis de même très-disposé à croire que ce filament subit une altération assez prononcée pour lui faire perdre ses propriétés, mais je n'ai aucune preuve directe à fournir à l'appui de cette présomption.

Tels sont les caractères principaux de l'altération qui envahit les tubes nerveux d'un nerf séparé des centres nerveux, et cette altération se voit aussi bien dans les fibres nerveuses motrices que dans les fibres sensitives.



La marche de cette altération peut être modifiée par diverses circonstances. Chez les jeunes animaux, la marche de l'altération est plus rapide que dans l'âge adulte; et déjà, au bout de six semaines ou deux mois, dans le jeune âge, la substance médullaire a complétement disparu.

Le rang zoologique de l'individu opéré a aussi une très-grande influence sur la marche des phénomènes. Ainsi, j'ai dit un mot déjà de l'état des nerfs atrophiés chez les Oiseaux, et j'ai fait remarquer qu'il diffère de celui que l'on observe chez le Chien. Nous avons vu aussi que, dans une même classe, celle des Mammifères, une différence analogue se retrouve, lorsque l'on compare les Rongeurs aux Carnassiers. J'ajoute que chez les Rongeurs, toutes circonstances égales d'ailleurs, l'altération paraît se faire plus rapidement que chez les Carnassiers.

Dans la classe des Mammifères, se trouvent des animaux chez lesquels on peut facilement étudier l'influence de la torpeur hibernale sur ces phénomènes, et l'on voit que cette influence est considérable. M. Schiff a constaté que, chez une Marmotte, l'atrophie du bout inférieur du nerf crural, coupé cinq semaines auparavant, n'était pas plus apparente que celle que présenterait un nerf d'un Chien après cinq jours, et cependant l'animal avait été éveillé environ deux jours pendant ce temps. Chez une autre Marmotte, le nerf sciatique avait été coupé : au bout de soixante-six ou soixante-sept jours, l'animal ayant été éveillé de quatre à cinq jours pendant cette période de temps, l'altération n'était pas plus avancée que chez un Chien, dix jours après l'opération.

Enfin l'altération se produit bien plus lentement chez les Vertébrés à température variable que chez ceux dont la température est constante. Et chez les premiers, la température du milieu extérieur a la plus grande influence sur le temps que met l'altération à parcourir ses périodes. Ainsi, pendant l'été, au bout de quinze à vingt jours, on peut déjà constater, chez des Grenouilles, une segmen-

lation très-manifeste de la substance médullaire des tubes nerveux. Pendant l'hiver, au contraire, il faut plus de trois mois pour qu'une altération reconnaissable se produise ; et, pendant tout ce temps, les nerfs séparés des centres nerveux demeurent excitables. M. Schiff a constaté cette survie de l'excitabilité des nerfs des Grenouilles pendant l'hiver, treize semaines après la section. Nous avons aussi, M. Philipeaux et moi, observé bien des fois le même fait : nous avons même vu l'excitabilité durer six mois, du mois de novembre au mois d'avril ; et la structure rester normale pendant tout ce temps.

J'ai essayé de provoquer des altérations du même genre dans les fibres nerveuses d'Invertébrés. Sur une Ecrevisse, j'avais coupé, le 30 mars 1864, le cordon connectif du côté droit, dans l'intervalle du second et du troisième anneau de l'abdomen, à une petite distance en avant d'un ganglion de la chaîne abdominale. Cette Ecrevisse fut trouvée morte le 14 avril suivant. La plaie des téguments de l'abdomen était en voie de cicatrisation. Superficiellement, elle avait une teinte bleuâtre; mais profondément, il n'y avait pas de modification bien appréciable. Les deux bouts du connectif coupé étaient restés disjoints ; à l'œil nu et à la loupe, on voyait que l'extrémité de chacun des bouts avait une teinte blanchâtre. Le microscope montrait que cette teinte était due à une multiplication considérable des noyaux et des cellules qui sont, dans l'état normal, disséminés le long des fibres nerveuses. Il y avait de plus une certaine quantité de fines granulations graisseuses. Du côté du ganglion voisin de la section, l'altération s'arrêtait juste à l'endroit où le connectif entrait en rapport avec le ganglion, mais elle était moins prononcée dans cet endroit que

près du lieu de la section. Dans l'autre bout du connectif, l'altération s'arrêtait à peu de distance de la section ; elle existait dans une moins grande longueur que dans le bout postérieur. Au delà des points altérés, le bout antérieur du connectif n'offrait aucune altération. C'est le seul cas dans lequel j'aie pu conserver quelque temps une Ecrevisse ainsi opérée, et le temps écoulé depuis l'opération n'a pas été assez considérable, même chez cette Ecrevisse, pour qu'on puisse rien affirmer de positif sur les résultats possibles de la section des nerfs sur les Annelés. D'ailleurs, il faudrait, sans doute, pour arriver à des données bien précises, couper, non pas des connectifs, mais des nerfs allant des ganglions à la périphérie.

J'ai tenté aussi quelques expériences du même genre sur des Escargots, mais je ne suis arrivé à aucun résultat net.

Mais revenons aux Vertébrés. On s'est demandé si l'altération, qui se produit dans les nerfs séparés des centres nerveux, marche du même pas dans toute la longueur du nerf, et l'on est arrivé à des résultats peu concordants. Parmi les physiologistes, les uns ont pensé que l'altération se faisait du lieu de la section vers la périphérie, d'autres ont cru qu'elle marchait dans le sens inverse. Nous avons, M. Philipeaux et moi, examiné bien des fois si l'on pouvait établir quelque chose de précis à cet égard, et il nous a semblé qu'en réalité l'altération s'établit à peu près en même temps dans toute la longueur du bout périphérique du nerf coupé. M. Schiff avait déjà vu que le travail atrophique ne commence pas dans les petites branches, c'est-à-dire dans l'intérieur des muscles, plus tôt que dans le tronc nerveux lui-même, mais il admet que l'altération y marche plus vite. Or, nous n'avons pas fait la même re-


marque; nous avons vu, au contraire, l'altération se montrer au même moment avec les mêmes caractères dans les nerfs, et dans leurs ramuscules terminaux.

Un point très-important à signaler encore dans cette étude du processus atrophique des nerfs séparés des centres nerveux, c'est que l'altération envahit jusqu'aux extrémités terminales de ces nerfs, et cela, aussi bien dans les nerfs sensitifs que dans les nerfs moteurs. C'est un point sur lequel a surtout insisté M. Waller. Plusieurs fois, il m'a montré dans les papilles de la langue de la Grenouille, les fibres nerveuses altérées jusqu'à leurs dernières extrémités, à la suite de la section du nerf vague, qui fournit le nerf lingual chez cet animal. Il avait aussi fait la même observation sur les papilles de la langue chez les Mammifères, après la section du nerf lingual. Dans la peau, M. W. Krause a représenté les fibres nerveuses altérées jusque dans les corpuscules de Meissner, plusieurs jours après la section des nerfs destinés à la région examinée. Pour les nerfs musculaires séparés des centres nerveux, j'ai examiné plusieurs fois ces nerfs dans l'intérieur des muscles, et je les ai vus altérés dans toute leur étendue. Ainsi, cinq ou six semaines après la section du nerf sciatique sur des Chiens, j'ai cherché avec la plus grande attention si les muscles plantaires ne contenaient pas quelque extrémité de tube nerveux offrant encore les caractères de l'état normal, et je n'en ai pas trouvé une seule qui ne fût complétement et profondément altérée.

Il est vrai que je n'ai aucun renseignement à donner sur l'état des extrémités nerveuses réduites au filament axile, ni sur celui des plaques motrices terminales, lorsque les nerfs sont altérés. Mais tout porte à croire que les parties

terminales, qui sont bien en continuité réelle avec les fibres nerveuses, subissent aussi des modifications, appréciables ou non par l'examen histologique, et qui les dépouillent de leur excitabilité.

Il est facile de comprendre l'importance de ces observations. Elles donnent, aux faits invoqués par M. Longet pour prouver l'indépendance de l'irritabilité musculaire, une valeur qu'ils n'auraient pas autrement. Supposons en effet que l'altération des nerfs, après leur section, s'arrête à une certaine distance, aussi faible qu'on le voudra, de la périphérie, que pourra signifier la survie de l'irritabilité musculaire longtemps après que la motricité nerveuse a disparu ? On galvanise un nerf douze semaines après qu'il a été coupé ; il n'y a aucune contraction dans les muscles auxquels il se rend ; on galvanise au contraire ces muscles, ils se contractent. Que peut-on arguer de ces résultats, si les extrémités des fibres nerveuses ne sont pas altérées ? N'ont-elles pas conservé leur excitabilité ? N'est-ce pas par leur intermédiaire que l'excitation galvanique agit sur les muscles ? Mais que dire, au contraire, dès qu'on sait que l'altération du nerf envahit jusqu'à ses extrémités terminales ? Pour moi, je considère ces expériences de M. Longet, avec l'appui que leur donnent nos connaissances sur la dégénération des nerfs séparés des centres nerveux, comme l'argument le plus net et le plus fort de tous ceux qui sont employés, pour prouver que la substance contractile des muscles peut être directement, immédiatement, mise en jeu par les excitants expérimentaux.

Mais si les muscles peuvent ainsi être excités directement, immédiatement, il n'en est pas moins vrai cependant que l'on obtient des effets plus énergiques, lorsqu'on agit

sur eux par l'intermédiaire des nerfs, que lorsque l'excitant porte sur la substance contractile elle-même. La différence est même parfois si grande, que l'on pourrait être induit en erreur, et croire à une abolition de la contractilité, alors qu'il n'y a, en réalité, qu'une diminution très-prononcée de l'excitabilité musculaire. Je tiens à vous bien montrer ce qui en est, par une expérience : Voici un Lapin chez lequel le nerf facial du côté droit a été coupé il y a un mois environ ; vous voyez que l'électricité appliquée, au travers de la peau rasée et humectée d'eau, sur les muscles faciaux du côté de l'opération, ne produit pas d'effet apparent, tandis qu'il y a des contractions extrêmement fortes, si l'on électrise les points homologues du côté opposé, où la peau est également rasée et humectée. Or, il ne faudrait pas croire que la contractilité fût perdue du côté où le nerf a été coupé. Nous mettons les muscles à nu de ce côté, et vous pouvez voir que nous y provoquons, par l'électricité, des contractions très-évidentes.

Ce que nous voyons là, on l'observe aussi chez l'Homme. Ainsi, dans les cas de paralysies, dites rhumatismales, du nerf facial, l'électricité, appliquée au travers de la peau sur les muscles, ne détermine plus de contractions quelques jours après le début de la paralysie, lorsque cette paralysie est bien complète. Or, il n'est pas douteux qu'il ne s'agisse là d'un fait tout à fait semblable à celui que je viens de vous montrer chez ce Lapin ; les muscles ont bien certainement conservé au moins un certain degré de contractilité chez l'Homme aussi, et je suis convaincu que l'on commet une erreur, lorsque l'on indique l'abolition complète et rapide de la contractilité musculaire, comme un symptôme ordinaire de ces paralysies. J'ajoute que, dans ce cas,

comme dans ceux que produit l'expérimentation, les muscles ne subissent que de faibles modifications : ils deviennent plus pâles, diminuent de volume ; mais la plupart des fibres musculaires conservent leurs caractères histologiques normaux. A la longue, ils peuvent cependant s'altérer, les noyaux du sarcolemme se multiplient, les stries transversales des fibres musculaires deviennent moins distinctes; quelques fibres se remplissent de fines granulations graisseuses. Mais, j'insiste sur ce fait que j'ai constaté un grand nombre de fois, la dégénérescence graisseuse des fibres musculaires n'est pas une suite nécessaire de l'atrophie des nerfs qui vont s'y rendre ; et inversement, on peut voir des dégénérescences graisseuses très-prononcées, complètes, des muscles, sans que les nerfs de ces muscles aient perdu leurs caractères normaux ; c'est ce qu'on voit dans l'espèce humaine, dans certains cas d'atrophie graisseuse des muscles, comme j'ai eu l'occasion de l'observer deux fois avec la plus grande netteté.

Quelle est la cause intime des altérations des nerfs séparés des centres nerveux ? Il s'agit là sans aucun doute d'une perturbation de la nutrition des fibres nerveuses; et comme l'altération, lorsque l'on coupe le tronc d'un nerf, ne se produit qu'entre le lieu de la section et la périphérie, tandis que le bout central conserve son état normal, on est conduit à penser que les fibres nerveuses ont leur nutrition soumise aux centres nerveux, qui joueraient, par rapport à elles, le rôle de centres nutritifs. M. Waller a eu l'ingénieuse idée de rechercher si la marche de l'altération est la même dans les racines nerveuses que dans les nerfs mixtes, et il est ainsi arrivé à une découverte des plus intéressantes.

Si l'on coupe la racine antérieure d'un nerf rachidien, entre son point d'origine et celui où elle se réunit à la racine postérieure pour former le nerf mixte, le bout central conserve indéfiniment son état normal, tandis que le bout périphérique s'altère. Si l'on coupe au contraire la racine postérieure, entre son point d'origine et le ganglion qu'elle traverse avant de se réunir à la racine antérieure, c'est le bout central qui va s'altérer et présenter toutes les phases du travail d'atrophie que nous avons décrit, tandis que le bout périphérique, celui qui tient au ganglion, conservera indéfiniment sa structure normale. C'est à M. Waller que l'on doit la connaissance de ces faits, et il en a conclu que la moelle épinière, ou plutôt sa substance grise, est le centre trophique des racines antérieures, et que c'est le ganglion spinal qui est le centre trophique des racines postérieures. Cette conclusion a encore pour appui le résultat de la section des racines postérieures entre le ganglion et le point où a lieu la coalescence des deux racines. Dans ce cas, c'est le bout périphérique de la racine qui s'altère, et c'est le bout central, lequel est en rapport avec le ganglion spinal, qui conserve indéfiniment son état normal. C'est là, il faut le reconnaître, la première donnée positive que la science ait enregistrée sur la physiologie des ganglions spinaux. Remarquez que, dans l'état actuel de la science, il est difficile d'interpréter les expériences de M. Waller autrement qu'il ne l'a fait lui-même. Dira-t-on en effet que les fibres nerveuses, soit dans le tronc mixte, soit dans les racines de ce tronc, s'altèrent par suite de la suppression des fonctions? Mais comment alors expliquera-t-on le résultat inverse de la section des racines? Est-ce que les bouts centraux de

ces deux racines n'ont pas perdu leurs fonctions aussi bien que les bouts périphériques? Pourquoi donc le bout central de la racine postérieure s'altère-t-il seul? Je sais bien que l'on pourrait dire que les excitations centrifuges, parties de la moelle, parcourent encore le bout central de la racine antérieure, et que, par conséquent, cette racine fonctionne encore, quoique sans résultat; je sais bien que l'on pourrait raisonner de même pour la racine postérieure, et faire parcourir son bout ganglionnaire par les excitations centripètes, venues de la périphérie; mais pourquoi les fibres sensitives s'altèrent-elles dans le bout périphérique d'un nerf mixte coupé? Ne sont-elles pas, au point de vue des fonctions, dans les mêmes conditions que le bout périphérique de la racine postérieure? Et pourquoi est-ce le bout périphérique de la racine postérieure qui s'altère, lorsque la section est faite entre le ganglion et le lieu de réunion des deux racines? Il suffit de réfléchir à ces particularités des expériences de M. Waller, pour apprécier le peu de valeur de l'hypothèse qui fait dériver les altérations des nerfs, de l'abolition de leurs fonctions.

Je dois dire que M. Schiff a été conduit par ses propres expériences à une opinion un peu moins arrêtée que celle de M. Waller sur le siége du centre trophique des racines des nerfs. Pour lui, le centre nutritif des racines antérieures serait bien, ainsi que l'admet le physiologiste anglais, près du lieu d'origine de ces racines, mais il ne regarde pas comme prouvé qu'il réside dans la substance grise de la moelle. De même, il n'est pas convaincu que le siége du foyer nutritif des racines postérieures soit situé dans les ganglions eux-mêmes, bien qu'il admette que ce foyer réside au niveau des ganglions. Les raisons sur les-

quelles M. Schiff appuie ses doutes ne me paraissent pas suffisantes pour nous faire rejeter, dès à présent, l'interprétation de M. Waller.

M. Waller a fondé sur ses expériences une méthode extrêmement précieuse pour suivre dans tout leur trajet les fibres d'un nerf donné, pour les démêler au milieu des plexus, et reconnaître leur distribution périphérique. On devrait donner à cette méthode anatomique le nom de son inventeur, et l'appeler méthode Wallérienne. Je reviendrai plus tard sur certaines applications particulières de cette méthode; mais je veux, par des exemples, vous montrer dès à présent, tout le secours que l'anatomie peut en attendre.

Le nerf pneumogastrique s'anastomose dans son trajet avec plusieurs nerfs moteurs : il s'unit ainsi avec la branche interne du nerf spinal ou accessoire de Willis. Une fois la réunion faite, il est impossible de distinguer au milieu des branches fournies par le nerf pneumogastrique quelles sont les fibres qui lui appartiennent et quelles sont celles qui proviennent du nerf spinal. Arrachez la partie centrale d'un des nerfs spinaux par le procédé de M. Cl. Bernard, et, au bout d'une quinzaine de jours, examinez les branches et les rameaux du nerf pneumogastrique : partout où vous trouverez des fibres altérées, vous pouvez affirmer qu'il y a des fibres du nerf spinal. C'est de la même façon, en coupant un des deux nerfs pneumogastriques, que l'on peut reconnaître avec la plus grande précision si, dans les plexus formés par ces deux nerfs, les plexus pulmonaires par exemple, les fibres d'un des nerfs traversent la ligne médiane pour aller se distribuer aux organes situés du côté opposé. C'est encore là une recherche que j'ai faite, et le

résultat a été que très-peu de fibres nerveuses vont se rendre et se terminer au-delà de la ligne médiane. Voulez-vous savoir si la corde du tympan va à la langue? Arrachez la partie centrale du nerf facial, vous ne trouverez pas de fibres altérées dans les nerfs de la langue, et vous pouvez affirmer que la corde du tympan ne fait que s'accoler au lingual et s'arrête au ganglion sous-maxillaire. Cela est pour moi de la dernière évidence, et résulte des expériences décisives que j'ai faites sur des Chiens et des Lapins.

Je pourrais multiplier ces exemples; mais j'en ai dit assez pour faire sentir de quelle utilité peut être, pour l'anatomie et la physiologie, la méthode de M. Aug. Waller. Jusqu'à ce jour l'on n'a pas tiré de cette méthode tous les résultats qu'elle peut fournir; mais tôt ou tard on instituera des recherches spéciales, en la prenant comme point de départ, et il est clair qu'on arrivera ainsi à des données anatomo-physiologiques très-précises et très-importantes.

En résumé, nous avons vu aujourd'hui que les fibres nerveuses séparées des centres nerveux perdent, au bout de quatre jours, leurs propriétés physiologiques et que l'extinction de ces propriétés paraît due à une modification de la structure des fibres, modification qui échappe d'abord à nos moyens d'investigation, mais qui devient bientôt très-apparente, et qui consiste essentiellement dans la destruction de la matière médullaire des fibres. Est-ce bien uniquement à cette modification qu'est due la disparition des propriétés physiologiques des tubes nerveux? M. Schiff pense qu'il n'en est peut-être pas ainsi. Il a vu avec M. Valentin qu'un nerf de Grenouille, dont les racines étaient coupées et qui, au milieu des fibres altérées provenant de la racine

antérieure, contenait des fibres saines en continuité avec les fibres de la racine postérieure, ne montrait plus ni état électro-tonique, ni variation négative; et il présume que vraisemblablement, la conductibilité nerveuse était aussi perdue. C'est là une expérience qui mérite d'être répétée de façon à ce que l'on puisse bien apprécier sa valeur et sa signification. En tous cas, il est certain qu'il y a, à peu près constamment, dégénérescence atrophique des fibres nerveuses en même temps que perte de l'excitabilité de ces fibres dans les nerfs séparés des centres nerveux. Ces fibres restent-elles indéfiniment altérées et inexcitables? Peuvent-elles au contraire recouvrer leur structure normale et leurs propriétés physiologiques? Dans quelles conditions a lieu cette récupération, si elle se fait? Autant de questions intéressantes que je me propose d'étudier avec vous.



DOUZIÈME LEÇON

2 juillet 1864.

RÉGÉNÉRATION DES NERFS.

Phénomènes de restauration consécutifs à la réunion des deux bouts d'un nerf après une section ou une excision de ce nerf. — Retour des propriétés et des fonctions du bout périphérique. — Restauration autogénique des nerfs séparés définitivement des centres nerveux. — Réapparition de la neurilité dans ces nerfs.

Nous avons étudié les phénomènes de la dégénérescence atrophique des nerfs : nous avons vu que les fibres nerveuses, séparées de leurs centres nutritifs, s'altèrent depuis le point de séparation jusqu'aux extrémités ultimes, et, d'autre part, nous avons établi que les fibres nerveuses sensitives et les fibres nerveuses motrices ont des centres nutritifs différents. Les premières ont leur centre nutritif dans l'amas de cellules nerveuses des ganglions spinaux ou de ganglions analogues; les secondes, les fibres motrices, ont pour centre nutritif la substance grise de la moelle épinière. Tous les nerfs ont un centre nutritif. M. Waller a montré que pour le nerf trijumeau ce centre

est le ganglion de Gasser. J'ai déjà dit que pour ce physiologiste la rétine pourrait bien être le centre trophique du nerf optique. Quant aux filets nerveux du grand sympathique, M. Waller a nettement prouvé qu'un grand nombre d'entre eux, au moins, ont pour centres nutritifs les ganglions de ce système.

Nous allons étudier aujourd'hui les phénomènes de la régénération des nerfs, et nous serons conduits à examiner jusqu'à quel point l'influence de ces centres trophiques est nécessaire, comme on l'a dit, au maintien de l'état histologique normal des fibres nerveuses.

Lorsque le travail de la dégénérescence atrophique des nerfs est arrivé à sa dernière période, nous savons que la substance médullaire des fibres nerveuses a disparu et que chacune d'elles, par conséquent, n'est plus représentée que par la gaîne de Schwann affaissée, plissée autour du filament axile. Quelques rares et fines granulations graisseuses disséminées çà et là, soit à l'intérieur des gaînes de Schwann, soit entre les gaînes voisines, sont les seuls vestiges de la matière médullaire de ces fibres. Or, ces fibres ne vont pas rester définitivement altérées; il s'y établira, à un moment plus ou moins éloigné du début de l'altération, un travail de restauration qui tendra à leur restituer leur structure normale.

Pour étudier méthodiquement ce travail de restauration, il faut distinguer d'abord deux cas, car les phénomènes ne se passeront pas entièrement de même dans l'un et dans l'autre. Lorsque la continuité d'un nerf a été interrompue, il pourra arriver, ou bien que la continuité se rétablisse par une soudure des deux bouts l'un avec l'autre, ou bien au contraire, il pourra se faire qu'ils

restent définitivement disjoints. Encore, dans le premier cas, devons-nous établir une division secondaire : ou bien les deux bouts peuvent être restés très-voisins, en contact immédiat, ou y avoir été ramenés artificiellement; ou bien les deux bouts sont séparés par un intervalle notable, qu'il y ait eu, soit simple division et écartement consécutif des bouts, soit excision d'un tronçon plus ou moins considérable. Il est clair que le travail de soudure devra être plus compliqué, plus difficile et, par suite, plus long dans ce dernier cas. Nous allons examiner tout d'abord ce qui arrivera dans ce cas; l'autre s'expliquera après cela de lui-même, pour ainsi dire.

On a excisé, je suppose, sur un nerf mixte, le nerf sciatique par exemple, un segment long d'un centimètre. Le bout périphérique parcourra toutes les phases d'atrophie décrites dans la leçon précédente, et lorsque l'altération sera bien avancée, nous aurons sous les yeux cet aspect à demi transparent et cette coloration grise caractéristique, dus à la disparition de la matière médullaire. Six semaines ou deux mois après l'opération, s'il s'agit d'un animal adulte, on verra, si on peut suivre la marche des phénomènes sur plusieurs animaux, une modification bien remarquable dans l'intervalle qui sépare les deux bouts.

De l'extrémité libre du bout central qui offre là un léger renflement, partira un faisceau grisâtre qui se dirigera, en s'amincissant, vers l'extrémité libre du bout périphérique et viendra s'y réunir. Qu'est-ce que ce faisceau? En l'examinant au microscope, on voit qu'il est composé d'un trousseau de fibres nerveuses de nouvelle formation. Ces fibres sont plus grêles que celles qui constituent le bout central; les unes sont complètes, les autres n'ont pas

de matière médullaire, ce qui donne à ce faisceau un aspect grisâtre. Puis, peu à peu, ce dont on se rend compte en étudiant à des époques différentes des animaux d'une même série, ce faisceau augmente de volume, prend une teinte de plus en plus blanche par suite de la production de nouvelles fibres complètes ; mais ce n'est qu'après quelques mois, qu'il aura acquis un diamètre à peu près égal à celui des deux bouts. Après quatre, cinq ou six mois, on a sous les yeux un cordon nerveux de nouvelle formation, allant de l'extrémité du bout central à l'extrémité voisine du bout périphérique, d'un diamètre moins considérable que celui de ces deux bouts, quelquefois un peu plus grêle vers le bout périphérique que vers le bout central, et se distinguant surtout bien de ce dernier, qui offre encore pendant longtemps un léger renflement terminal.

Par quelle sorte de processus ce tissu nerveux de nouvelle formation qui établit, en quelque sorte, un pont entre les deux bouts disjoints, peut-il s'être produit? Deux hypothèses peuvent en rendre compte : ou bien c'est par genèse de tubes nerveux dans un tissu cicatriciel qui, primitivement, n'était qu'un tissu conjonctif; ou bien ce sont les tubes nerveux du bout central qui ont bourgeonné et qui ont, en quelque sorte, subi une pousse, comme celle des végétaux. D'après l'observation des faits, c'est cette deuxième hypothèse qui paraît la plus vraisemblable. En effet, dans les premiers temps, le faisceau de nouvelle formation va en s'amincissant, comme je l'ai dit, du bout central vers le bout périphérique ; et, pendant toute la première période de son développement, c'est dans la partie la plus rapprochée du bout central que l'on

trouve le plus grand nombre de tubes nerveux complets, c'est-à-dire remplis de matière médullaire.

Quoi de plus intéressant que cette régénération nerveuse? Ne croyez pas que la longueur du segment enlevé soit un obstacle constant et insurmontable à la réunion. Si l'on n'a enlevé que deux centimètres environ du nerf, la soudure se fait très-facilement; mais M. Schiff a observé et nous avons vu nous-mêmes, M. Philipeaux et moi, se combler par un travail de ce genre, des pertes de substance ayant jusqu'à quatre ou cinq et même six centimètres de longueur. On conçoit bien d'ailleurs que cette régénération se fasse d'autant plus facilement et d'autant plus rapidement que les animaux sont plus jeunes. Lorsque l'on institue ces expériences sur de très-jeunes animaux, par exemple sur des animaux encore allaités, on voit des brèches nerveuses de un ou de deux centimètres de long, se combler quelquefois en cinq ou six semaines. Nous avons même vu la continuité du nerf sciatique se rétablir, en moins de dix-sept jours, sur de très-jeunes Rats qui avaient subi une excision d'un segment de ce nerf, d'une longueur de six millimètres. Ces faits doivent être rapprochés de ceux qu'a publiés M. Schiff : il a constaté, après avoir excisé un tronçon du nerf lingual, d'une longueur d'un pouce sur de jeunes Chats, le retour de la sensibilité dans la moitié correspondante de la langue, dans le cours des quatorze premiers jours. Il a vu également un retour aussi rapide de la sensibilité chez un Chien, sur lequel il avait excisé un tronçon du nerf sous-orbitaire d'une longueur de deux centimètres. On peut dire du reste, d'une façon générale, que toutes les conditions qui retardent ou hâtent la dégénération des nerfs

ont une influence du même genre sur le travail de restauration.

Ce sont là certainement chez les Vertébrés supérieurs, avec les phénomènes constatés par M. Flourens pour les os, les faits les plus remarquables de régénération.

Mais, je vous le demande, à quoi servirait cette réunion des deux bouts disjoints, si le bout périphérique restais altéré? Pendant longtemps cette question n'avait pu même être posée, parce qu'on ne savait pas que le bout périphérique d'un nerf coupé subit une dégénération atrophique dans toute sa longueur. Mais aujourd'hui, grâce aux travaux de M. Waller, ce point important de la physiologie se trouve à peu près complétement éclairci.

Tous les éléments du nerf, dès que le cordon qui réunit les deux bouts disjoints a déjà atteint un certain développement, vont subir un travail réparateur. La restauration est annoncée dès le début par l'apparition de fibres nerveuses complètes. Au milieu des gaînes vides apparaissent des tubes nerveux contenant de la matière médullaire. Ces tubes, lorsqu'ils sont peu nombreux, se voient difficilement, d'autant plus que, s'il s'agit de jeunes animaux, ils peuvent avoir commencé à apparaître avant que l'altération atrophique ait atteint sa dernière période, et à une époque par conséquent où se montrent encore des séries linéaires, plus ou moins nombreuses, de granulations graisseuses. L'emploi de certains réactifs, de la soude, entre autres, permet alors de les reconnaître. Ils sont d'abord bien plus grêles que les tubes nerveux normaux, que ceux, par exemple, du bout central du même nerf; ils deviennent très-facilement variqueux dans les

préparations; leurs bords sont beaucoup moins sombres et moins accentués que dans l'état normal. Leur nombre augmente peu à peu, puis, à un certain moment, il n'y a plus un seul tube sans matière médullaire. Un fait très-frappant et qui s'observe surtout chez les animaux adultes, c'est que pendant très-longtemps, pendant près d'un an, après la restauration du bout périphérique d'un nerf coupé, les fibres de ce bout conservent encore un diamètre inférieur au diamètre normal.

On s'est demandé si la régénération a lieu en même temps dans toute la longueur du nerf, ou si, au contraire, elle ne se produirait pas en suivant une marche constante, par exemple, du centre vers la périphérie. Des idées théoriques préconçues ont pu faire croire à la réalité d'une pareille marche; mais ce qui est bien certain, c'est que rien n'est plus difficile que de se former une opinion sur ce point. Les nombreuses observations que nous avons faites ne nous ont conduit à aucun résultat précis, et il m'a semblé, en définitive, que la régénération, à un moment donné, était absolument au même degré dans tous les points de la longueur du bout périphérique d'un nerf coupé.

Comment se fait ce travail réparateur? Quelles sont ces fibres nerveuses complètes? Comment se forment-elles? Sont-ce des fibres anciennes dans lesquelles se développe une nouvelle substance médullaire? Ou bien ces tubes anciens vont-ils disparaître sous la pression de tubes de nouvelle formation? C'est à cette dernière hypothèse que M. Waller avait été conduit lors de ses premières expériences. Il admettait que la régénération du bout périphérique se fait par le moyen de tubes ner-

veux nouveaux qui naissent au milieu du tissu désorganisé, et qui passent par l'état embryonnaire, avant d'acquérir leur structure définitive. Les tubes anciens ne serviraient à rien dans cette régénération. M. Schiff a réfuté la manière de voir de M. Waller. D'après lui, les nouvelles fibres ne sont qu'une restauration des anciennes, et les recherches que j'ai faites avec M. Philipeaux nous ont conduits à adopter complétement l'opinion de M. Schiff. Ainsi que je l'ai dit dans ma précédente leçon, nous avons vu, comme ce physiologiste, que le filament axile survit à la destruction de la matière médullaire : or, la restauration consiste essentiellement, au point de vue des caractères directement appréciables, en une production nouvelle de matière médullaire dans l'intérieur de la gaîne de Schwann, autour du filament axile. Ce dernier recouvre en même temps son état normal, état qu'il ne possédait plus, très-vraisemblablement, malgré l'apparente intégrité de sa structure. Le retour de la fibre nerveuse à l'état normal est alors complet. Les phénomènes qui se produisent ainsi dans le bout périphérique sont donc caractérisés avec beaucoup plus de justesse par le mot de restauration que par celui de régénération. Ce qui montre bien que les choses se passent comme nous venons de l'indiquer, c'est que, s'il en était autrement, on devrait observer une atrophie progressive des anciens tubes privés de matière médullaire, au fur et à mesure que les nouveaux se formeraient dans les intervalles qui les séparent ; il devrait même y avoir, semble-t-il, un moment où cette atrophie n'étant pas très-prononcée, et les fibres nouvelles étant déjà très-nombreuses, le bout périphérique présenterait une augmentation de volume. Or, on ne voit

rien de semblable. Bien plus, il n'est pas rare de reconnaître l'existence de petites granulations graisseuses immédiatement appliquées sur la matière médullaire nouvelle, à l'intérieur de l'enveloppe Schwannienne qui entoure cette matière, et il ne paraît pas possible de ne pas voir là une preuve que les nouveaux cylindres de matière médullaire se forment à l'intérieur d'anciennes gaînes, lesquelles contiennent encore dans ce cas quelques granulations graisseuses.

M. Remak, à qui l'on doit des recherches récentes sur la régénération des nerfs, dit avoir constaté que dans chaque gaîne ancienne, il peut se développer plusieurs tubes nouveaux. Pour lui, le filament axile se diviserait longitudinalement en plusieurs filaments secondaires dont chacun deviendrait le centre de formation d'une nouvelle fibre nerveuse. Le fait peut être vrai chez les Lapins, animaux qui ont servi aux observations de M. Remak; nous avons vu plusieurs fois chez ces mêmes animaux des apparences analogues à celles qui ont été décrites par cet histologiste; mais il nous est resté quelques doutes sur l'exactitude de son interprétation. Chez les Oiseaux, chez lesquels la dissociation des fibres nerveuses se fait très-facilement, on voit très-aisément que chaque gaîne ancienne ne contient qu'une seule traînée de matière médullaire, d'un diamètre bien plus petit que le sien, et autour de laquelle elle flotte pour ainsi dire.

Il n'y aurait d'ailleurs que peu d'intérêt à nous arrêter davantage sur le mode de restauration du bout périphérique des nerfs qui ont subi une excision. Nous ne dirons qu'un seul mot encore : c'est que la restauration se fait de la même façon, qu'il s'agisse d'un nerf purement moteur,

d'un nerf purement sensitif ou d'un nerf mixte. M. Schiff a noté qu'elle a lieu plus rapidement dans les nerfs sensitifs que dans les nerfs moteurs; mais nos propres expériences ne nous permettent pas d'admettre l'exactitude de cette proposition. Dans les nombreux faits d'excision d'une partie du nerf lingual ou du nerf hypoglosse que nous avons pu observer, nous n'avons pas pu constater une différence constante dans la rapidité de la restauration. S'il existe une différence de ce genre, elle tiendrait probablement à ce que les fibres du nerf lingual sont, d'une façon générale, plus grêles que celles du nerf hypoglosse. Un nerf dont la restauration nous a paru relativement assez lente, sans que nous puissions en expliquer la cause, c'est le nerf pneumogastrique.

Quoi qu'il en soit, le fait important, c'est qu'il y a, dans tous ces cas, restauration des fibres et de toutes les fibres du bout périphérique, dans toute leur longueur. Ce bout de nerf reprend en même temps, peu à peu, sa coloration blanche naturelle, par suite de la réapparition de la matière médullaire dans les gaînes Schwanniennes.

Tels sont les faits que l'on observe, lorsqu'on a excisé une partie de la longueur du nerf et que les deux bouts n'ont pas pu se rapprocher. Supposons maintenant que les deux bouts soient restés en contact, parce qu'on s'est contenté de pratiquer une section transversale du nerf, nous serons témoins dans ce cas de phénomènes absolument identiques à ceux que j'ai décrits plus haut, et successivement, nous constaterons une dégénération envahissant le bout périphérique et une restauration complète de ce bout. Quelque contigus que soient les deux segments, il y a

encore un intervalle, et cet intervalle sera comblé par une régénération de fibres nerveuses nouvelles qui souderont l'un à l'autre ces deux segments : seulement tout se passera plus rapidement que dans le premier cas. Il en sera de même encore si, après une simple section ou une excision, on a rapproché l'une de l'autre les deux surfaces de section, et si on les maintient très-exactement en contact. S'il s'agit de très-jeunes animaux, comme nous avons pu le voir sur des Rats et des Chiens, en quatre semaines tout au plus après l'opération, il pourra y avoir déjà une régénération très-avancée du bout périphérique. Il faut noter que, dans ces conditions, la restauration, comme je l'ai déjà indiqué, commence bien avant que la dégénération ait atteint sa dernière période. Ainsi, les tubes nerveux contiennent encore de grosses granulations graisseuses que déjà, dans plusieurs d'entre eux, se montrent des traînées de matière médullaire nouvelle. La disparition de ces granulations se fait très-rapidement dès que la restauration est en pleine voie d'évolution, et l'on peut n'en plus trouver aucune trace moins de deux mois après l'opération.

Ce sont là les phénomènes les plus ordinaires de la régénération des nerfs, lorsqu'il y a rapprochement des deux bouts d'un nerf. Mais on peut se demander si les choses se passent constamment ainsi, et si, dans le cas d'une adaptation réciproque parfaite des deux surfaces de section d'un nerf, il ne pourrait pas y avoir réunion, cicatrisation par première intention, et par conséquent maintien de l'état normal dans le bout périphérique. Quelques faits de régénération extrêmement rapide du bout périphérique que nous avons observés chez des animaux opérés

dans les premiers jours de leur naissance, nous empêchent de nier catégoriquement qu'il puisse en être ainsi. Mais nous pouvons dire que dans l'immense majorité des cas, il n'y a pas réunion immédiate, dans le sens rigoureux du mot, et qu'il n'y a pas, par suite, suppression complète de la période d'atrophie des fibres nerveuses. Chez les animaux, nous avons employé, comme moyen de rapprochement et d'adaptation des bouts nerveux, soit un fil de soie, soit un fil de chanvre, soit un fil métallique passé au travers des deux bouts, et nous n'avons pas vu qu'il y eût une différence appréciable dans les résultats, quel que fût le fil employé. Il est probable que, chez l'Homme, dans les cas où la réunion des deux segments d'un nerf serait nécessaire, il y aurait avantage à se servir d'un fil métallique.

Ainsi, lorsqu'il y a réunion des deux bouts d'un nerf, que ces deux bouts aient été séparés par une simple section, ou que le nerf ait subi une excision, il se fait une restauration complète du bout périphérique dont toutes les fibres ont subi d'abord une atrophie toute spéciale. Mais que deviennent les propriétés et les fonctions des fibres régénérées? Elles se rétablissent progressivement, en même temps que s'effectue la restauration dans toute la longueur du bout périphérique.

En ce qui concerne la fonction, dans le cas d'une excision d'un segment nerveux, elle ne pourra se rétablir que lorsque le but périphérique et le cordon de nouvelle formation unissant les deux bouts contiendront des fibres nerveuses complètes. Cependant M. Schiff assure que, chez deux Chiens qui avaient subi une excision du nerf sous-

orbitaire et du nerf lingual, la sensibilité des parties d'abord paralysées a reparu alors que le cordon d'union ne contenait encore que des gaînes nerveuses et des cylindres axiles, sans trace de matière médullaire. Il ajoute que ce serait là la première preuve exacte, c'est-à-dire expérimentale, que le cylindre axile peut conduire la sensibilité, et par conséquent aussi, suivant toute vraisemblance, la motricité. Nous devons dire que si le fait signalé par M. Schiff ne peut pas recevoir d'autre interprétation que celle qu'il lui donne, ce fait est, en tout cas, bien exceptionnel, car nous avons été à même d'examiner plus de cinquante fois l'état anatomique du faisceau de nouvelle formation, allant d'un des bouts à l'autre d'un nerf, et nous n'avons jamais vu une seule fois la communication des irritations se faire d'un des bouts à l'autre, sans que ce faisceau ne contînt déjà un bon nombre de tubes nerveux garnis de matière médullaire.

Lorsque les fonctions d'un nerf mixte redeviennent possibles, la sensibilité semble se rétablir avant la motricité; mais il n'y a là qu'une apparence, qui tient à ce que les fibres musculaires auxquelles se rendent les fibres nerveuses motrices, subissent quelques modifications et ne répondent d'abord que difficilement aux excitations qui leur sont transmises par ces fibres nerveuses, tandis que, les centres nerveux n'ayant subi aucune altération, dès que la neurilité des fibres sensitives est rétablie et peut être mise en jeu, il peut immédiatement se produire des manifestations de sensibilité. Il est des animaux chez lesquels l'influence des altérations de nutrition dues à la section des nerfs est si prononcée, qu'il semblerait que la motilité spontanée fût abolie pour toujours, dans la partie

qui reçoit les ramifications du nerf coupé. Ainsi, chez la Poule, après la section du nerf sciatique, les doigts se fléchissent, puis subissent peu à peu une sorte de contracture permanente qui les maintient dans cette situation, de telle sorte que c'est sur la face dorsale de ces doigts que l'Oiseau marche désormais, et qu'il ne peut plus les redresser, ni leur imprimer aucun mouvement. La cause de cette apparente abolition de la fonction motrice du nerf sciatique consiste en ce que les tendons se sont rétractés, et que les muscles se sont peut-être aussi raccourcis. En tout cas, ces muscles, bien que leurs faisceaux soient encore striés, ont une teinte beaucoup plus pâle que celle des muscles homologues de l'autre membre. Lorsqu'on excite le nerf sciatique au-dessus du lieu de la réunion, on voit se produire quelques mouvements dans les doigts fléchis, mais ces mouvements sont très-faibles, et, comme je l'ai dit, l'animal paraît ne pas pouvoir les provoquer par lui-même. C'est ainsi que s'explique l'abolition plus ou moins complète des fonctions du nerf.

Cruikshank et Fontana, à la fin du siècle dernier, avaient déjà constaté la réparation, par régénération, de pertes de substance qu'ils avaient fait subir au nerf pneumogastrique. Dans une de ses expériences, Cruikshank laissa un intervalle de trois semaines entre les excisions des deux nerfs pneumogastriques. L'animal survécut et on le sacrifia au bout de quarante jours. Haighton, quelque temps après, fit aussi des recherches sur le même sujet. Il coupa les deux nerfs pneumogastriques, le même jour, sur trois Chiens : ces animaux moururent l'un, huit heures après l'opération ; le second, au bout de deux jours, le dernier après trois jours. Sur un autre Chien, il coupa les deux

nerfs, en laissant entre les deux opérations un intervalle de trois jours : la mort eut lieu quatre jours après la seconde opération. Dans une autre expérience, il y eut neuf jours d'intervalle ; l'animal mourut treize jours après la seconde section. Enfin, dans une dernière expérience, Haighton ne fit la seconde section que six semaines après la première ; l'animal survécut, et, pour prouver que la survie n'était pas due à des anastomoses qui avaient pu, malgré la section, maintenir une communication entre la partie centrale et la partie périphérique des nerfs, on coupa de nouveau les deux pneumogastriques, le même jour, au bout de dix-neuf mois. La mort eut lieu le second jour.

Descot institua des expériences semblables. Sur deux Chiens, il coupa les deux nerfs pneumogastriques le même jour : l'un des animaux mourut trente heures après l'opération ; l'autre, au bout de soixante-dix heures. Dans une autre expérience, il coupa le second pneumogastrique neuf jours après le premier. La mort eut lieu dans la nuit du quatrième au cinquième jour après la seconde opération. Sur un autre Chien, l'intervalle fut de vingt-un jours entre les deux opérations ; l'animal mourut vingt-cinq jours après la seconde opération. Enfin, dans une quatrième expérience, il y eut un intervalle de trente-deux jours, et la mort eut lieu un mois après la seconde opération.

Prévost a publié des résultats semblables à ceux qu'avait obtenus Haighton. Trois Chats avaient eu, le même jour, à leur naissance, un des pneumogastriques coupé, et le second pneumogastrique avait été coupé peu de jours après. Deux de ces animaux moururent quinze heures environ après la seconde opération (le troisième était mort beaucoup plus tôt, mais par accident). Sur deux autres Chats

très-jeunes, il coupa le second pneumogastrique quatre mois après le premier; les deux animaux survécurent. Quinze jours plus tard, il recoupe ce même pneumogastrique sectionné en dernier lieu et il n'observe aucune gêne des fonctions. Trente-six heures après, il coupe le premier pneumogastrique, au-dessus du point où avait été faite l'ancienne section; la mort eut lieu au bout de trente heures.

Nous avons vu des faits du même genre, c'est-à-dire une survie bien plus grande, dans les cas où les deux pneumogastriques étaient coupés à plusieurs mois d'intervalle, mais cependant nous n'avons jamais vu l'animal survivre au delà d'un mois. Nos expériences ont été faites sur des Chiens, comme celles de Haighton. Quelle que soit la cause de la différence qui existe entre les résultats qu'il a fait connaître et ceux que nous avons obtenus, la prolongation de la survie, telle que nous l'avons observée, montre bien qu'il s'était fait, chez nos animaux, un commencement de retour des fonctions du premier pneumogastrique coupé.

Malgré les expériences de Haighton et celles qui les ont confirmées plus tard, on peut dire que bien des doutes existaient encore sur la possibilité du rétablissement des fonctions dans un bout nerveux périphérique réuni au bout central du même nerf, lorsque M. Flourens publia ses recherches. Il montra très-nettement que la communication des irritations se rétablit parfaitement dans toute la longueur des nerfs réunis et que la fonction reparaît dans ces nerfs.

Je vous ai dit qu'il fallait n'admettre que sous toutes réserves les réunions immédiates des nerfs après leur section ;

je crois devoir vous recommander aussi d'être en défiance lorsqu'on vous parlera de restitution immédiate de fonctions. Nous avons examiné l'état des fonctions quelques jours après l'opération dans un nombre considérable d'expériences, et nous n'avons jamais observé cette restitution immédiate. Dans ces derniers temps, une communication très-intéressante faite à l'Institut par M. le professeur Laugier est venue remettre en question ce point de physiologie. Un malade est apporté à l'Hôtel-Dieu avec une plaie considérable de l'avant-bras, à la réunion du tiers supérieur avec les deux tiers inférieurs; l'interne de garde fit le soir même la ligature des vaisseaux, et le lendemain, à la visite, M. Laugier eut l'idée de pratiquer la suture du nerf médian qui avait été sectionné complétement. Dès le lendemain, on constata, dit-on, de la sensibilité dans les régions qu'anime le nerf médian et des mouvements d'opposition du pouce. Je ne me livrerai pas ici à la discussion complète de cette observation : ce n'est pas le lieu de le faire. D'ailleurs je n'ai pas vu le malade pendant les premiers jours qui ont suivi l'opération.

Seulement ce que je puis dire, c'est que j'ai examiné le malade avant-hier (il y avait deux semaines que l'opération avait été faite), que je l'ai examiné encore ce matin, et il est absolument certain qu'il n'y avait, lors de ces deux examens, aucune trace de sensibilité à la face palmaire des doigts auxquels se rendent les branches du nerf médian.

J'ajoute que, lorsque l'on veut constater la sensibilité de la face palmaire des doigts, dont les nerfs sont fournis par le nerf médian, il faut être bien attentif. Le moindre ébranlement, produit à la face palmaire des doigts, peut

retentir en effet sur la face dorsale, et exciter les filets nerveux collatéraux-dorsaux qui proviennent du nerf radial. Quant aux mouvements du pouce qu'exécute le malade, ils peuvent bien être sous la dépendance du nerf cubital. On sait en effet que le nerf cubital fournit des rameaux au muscle adducteur du pouce et à la portion interne du court fléchisseur de ce doigt. Or ces muscles, d'après les travaux de M. Duchenne (de Boulogne), peuvent faire exécuter au pouce des mouvements très-étendus d'opposition (opposition aux premières phalanges des autres doigts).

On avait déjà observé quelques exemples analogues à celui que M. Laugier a fait connaître: l'un a été vu par M. Nélaton, d'autres ont été publiés par M. Paget: et, chose remarquable, et dont vous devez apprécier toute la portée d'après ce que je viens de vous dire, c'est toujours le nerf médian qui est l'objet de semblables restitutions immédiates.

En résumé: pour ne parler que des faits ordinaires et certains, après la section d'un nerf, on a constaté que, lorsqu'il y a réunion, le bout périphérique qui a commencé à s'altérer dans toute sa longueur se régénère, devient le siége d'une restauration étendue et récupère ses propriétés et ses fonctions.

Si tels sont les phénomènes consécutifs à la réunion des deux bouts d'un nerf, que se passe-t-il lorsque la réunion n'a pas eu lieu? Cet isolement permanent du bout périphérique peut être observé dans deux conditions. Ou bien l'expérimentateur a fait sur le nerf une brèche trop consi-

dérable, de sept à huit centimètres, par exemple; ou bien même il a détruit, après la section, toute la partie centrale du nerf, en arrachant toute cette partie lorsque cette avulsion est possible. Il y a peu de temps encore, on admettait que le bout périphérique, restant alors isolé, et ne pouvant plus recevoir la moindre influence nutritive des centres nerveux, demeurait altéré.

M. Schiff, qui a fait de nombreuses expériences sur la régénération des nerfs, disait n'avoir jamais vu une régénération des tubes dans la partie périphérique des nerfs, s'il n'y avait pas réunion préalable avec la partie centrale.

MM. Gluge et Thiernesse ont bien parlé de l'excitabilité des nerfs moteurs séparés des centres nerveux; mais, au lieu de conclure en admettant une régénération de ces nerfs, ils s'expriment ainsi : « Les nerfs isolés de leurs centres nerveux *conservent* encore pendant quatre mois la faculté de produire de fortes contractions musculaires; les faibles persistent jusqu'à quatre mois et demi, *contrairement à l'opinion reçue* ». Ces physiologistes n'ont donc pas même songé à la possibilité d'une *réapparition* de la motricité dans les nerfs séparés des centres nerveux.

Or, il est maintenant prouvé que des nerfs, isolés définitivement des centres nerveux, peuvent, après avoir subi la dégénérescence atrophique, se régénérer plus ou moins complétement. Les expériences que nous avons faites, M. Philipeaux et moi, ne peuvent laisser aucun doute à cet égard.

On peut faire l'expérience sur les nerfs purement moteurs, comme l'hypoglosse ou le facial, sur des nerfs purement sensitifs, comme le lingual; ou même sur un nerf mixte, comme le nerf sciatique. Soit par l'avulsion du bout central, soit par l'excision d'un segment très-étendu,

on abolit d'une façon définitive toute communication entre le bout périphérique et les centres nerveux ; et cependant, après un certain temps, on observe une régénération du bout périphérique, régénération qui ramène souvent à l'état normal la plupart des tubes nerveux de ce bout, et quelquefois tous ces tubes. Cette restauration se produit en offrant les diverses phases que je vous ai indiquées plus haut, seulement avec plus de lenteur. Il faut, suivant l'âge de l'animal, attendre trois, quatre, cinq, six, ou même dix à douze mois, pour voir des fibres nerveuses restaurées ; mais la restauration a toujours lieu, tantôt partiellement, tantôt au contraire si complétement, surtout chez les jeunes animaux, que le bout nerveux ainsi régénéré reprend sa coloration blanche normale.

Nous devons conclure de ce fait que l'influence nutritive des centres nerveux n'a pas, relativement au maintien de la structure des fibres nerveuses, le caractère d'absolue nécessité qu'on lui avait attribué. Les fibres nerveuses possèdent le pouvoir de se régénérer par elles-mêmes d'une façon indépendante. Nous avons donné à cette régénération le nom de régénération autogénique.

Nous avons voulu pousser encore plus loin la démonstration. Nous avons enlevé, chez des Chiens, des tronçons de deux ou trois centimètres du nerf lingual ou du nerf hypoglosse, et nous les avons transplantés sous la peau de l'aine de ces animaux. Ils s'y sont greffés. Ils ont parcouru toutes les phases de l'atrophie, puis il y a eu régénération partielle.

Non-seulement la structure normale se rétablit dans les segments périphériques des nerfs, séparés définitivement

des centres nerveux, mais, en même temps, ces segments recouvrent leurs propriétés.

Voici un Chien âgé de sept à huit mois, sur lequel on a pratiqué, il y a quatre mois, l'avulsion de toute la partie centrale du nerf hypoglosse. Aujourd'hui nous mettons à nu ce segment périphérique qui a récupéré sa structure, après l'avoir perdue : or, si nous faisons subir à ce nerf une excitation mécanique, ou si nous le galvanisons, vous observez des contractions dans la moitié correspondante de la langue.

Si les fibres nerveuses, dans les cas de ce genre, recouvrent leurs propriétés physiologiques et leur aptitude motrice, je ne crois pas avoir besoin de vous dire que la fonction qu'elles remplissaient avant l'opération demeure abolie. Pour que la fonction pût se rétablir, il faudrait évidemment que la communication avec les centres nerveux fût redevenue possible, et l'expérience a été pratiquée justement de façon à rendre la séparation définitive.

Nous ne pourrions pas prouver, aussi nettement, que la propriété des fibres sensitives se rétablit dans le bout périphérique d'un nerf sensitif isolé du centre nerveux et ayant subi une restauration autogénique, car les excitations de ce bout ne peuvent plus donner lieu à aucune douleur ni à aucun mouvement réflexe ; mais l'analogie est si évidente qu'on doit admettre forcément la restitution de la propriété physiologique des fibres sensitives ainsi isolées. J'irai même plus loin : je suis convaincu qu'un tronçon de nerf transplanté, et régénéré d'une façon plus ou moins étendue, doit aussi récupérer ses propriétés physiologiques, sa neurilité.

Le rétablissement de la propriété des fibres nerveuses restaurées dans un nerf tout à fait séparé des centres nerveux nous fournit la démonstration la plus complète, la plus irréfutable de l'indépendance de cette propriété. Nous avons vu déjà qu'à priori, la théorie qui fait dériver des centres nerveux, à titre d'emprunt, la propriété physiologique des fibres nerveuses est inadmissible. M. Brown-Séquard a donné, depuis longtemps, une preuve expérimentale en faveur de l'indépendance de cette propriété, en faisant voir que l'on peut, dans un membre séparé du corps, et après que la motricité des nerfs est éteinte, la faire renaître par des injections de sang oxygéné dans le système artériel de ce membre : mais on pourrait peut-être objecter que la motricité n'était pas, dans ce cas, complétement abolie ; qu'elle n'était qu'impuissante à cause de l'abolition de l'irritabilité des muscles animés par les nerfs, et qu'elle a paru se rétablir, lorsque les muscles, devenus irritables de nouveau, ont pu répondre aux provocations de ces nerfs. Nos expériences me paraissent échapper à toute objection. Il est clair que la propriété des fibres nerveuses est tout à fait détruite lorsque ces fibres sont atrophiées, et il est évident que la réapparition de cette propriété ne peut être rattachée à aucune influence des centres nerveux, puisque le nerf n'a plus aucune communication avec ces centres.

Nous sommes ainsi conduits à conclure, de la façon la plus rigoureuse possible, que a neurilité est bien l'attribut physiologique distinct, indépendant, des fibres nerveuses, et que l'existence de cette propriété n'est liée essentiellement qu'à l'intégrité de la structure et de la nutrition de ces éléments anatomiques.

TREIZIÈME LEÇON.

5 juillet 1864.

IDENTITÉ DU MODE D'ACTIVITÉ DE TOUTES LES FIBRES NERVEUSES.

La propriété des fibres nerveuses est-elle la même dans toutes les fibres nerveuses, ou bien varie-t-elle suivant la fonction? — Expériences de M. Flourens. — Expériences de M. Schwann. — Expériences de MM. Bidder, Schiff, Thiernesse et Gluge, Ambrosoli, Philipeaux et Vulpian, sur la réunion bout à bout de nerfs de fonctions différentes. — Les excitations produites sur un point quelconque d'une fibre nerveuse soit sensitive, soit motrice, se propagent aussitôt, et en même temps, dans le sens centripète et dans le sens centrifuge.

Nous terminerons aujourd'hui l'examen de la question de physiologie générale que nous avons déjà agitée à plusieurs reprises. La neurilité est-elle la même pour toutes les fibres nerveuses? Ou bien diffère-t-elle suivant que ces fibres servent à la sensibilité, à la motricité, aux actions réflexes, aux fonctions du grand sympathique? Nous avons déjà vu plusieurs des arguments allégués en faveur de cette seconde manière de voir, et nous avons constaté qu'ils sont bien loin d'avoir la valeur ou la signification qu'on leur

avait attribuées; du reste, nous les rappellerons dans notre résumé. Il convient maintenant d'examiner un autre argument que l'on a invoqué aussi, comme témoignant dans le même sens, et qui aurait évidemment une grande force, s'il reposait sur une base solide. Voici cet argument : on a prétendu qu'il était impossible d'unir bout à bout l'un à l'autre, deux nerfs de fonctions différentes, de telle manière que les excitations portant sur l'un des nerfs pussent se transmettre à l'autre. L'examen de cette proposition aura pour éléments deux ordres de faits. Nous verrons d'abord des expériences instituées sur des nerfs mixtes, et qui consistent dans la réunion du bout central d'un nerf mixte, ayant une certaine fonction, à l'extrémité périphérique d'un autre nerf mixte, ayant une fonction différente.

Dans un second ordre de faits, il s'agira de l'union d'un nerf moteur avec un nerf sensitif.

Pour le premier genre d'expériences, la voie a été ouverte par M. Flourens. Il a sectionné chez un Coq les deux nerfs principaux de l'aile, qui seraient les analogues du médian et du radial chez l'Homme. Puis, il les a réunis en les croisant, c'est-à-dire qu'il a uni le bout central du médian avec le bout périphérique du nerf radial, et *vice versâ*. Dans les premiers temps qui suivirent l'opération, le Coq avait l'aile traînante : elle offrait une paralysie du mouvement et de la sensibilité. Quelque temps après, le Coq a d'abord relevé son aile, puis il s'en est servi; et, après six mois, on déterminait de la douleur, en pinçant les parties animées par ces deux nerfs. De plus, en excitant le bout central du nerf médian, on provoquait des contractions dans les muscles auxquels se rend le nerf radial, et réciproquement pour le bout central du radial. Mais ici, nous avons affaire à des

nerfs dont les fonctions sont assez semblables, et de plus, l'expérience ne porte pas sur des nerfs ayant des origines bien éloignées. Pour d'autres expériences, M. Flourens se plaça dans des conditions plus décisives; mais les résultats furent peu concluants. Il réunit, sur un Canard, le bout périphérique d'un des nerfs pneumogastriques au bout central du cinquième nerf cervical. Au bout d'un certain temps, il coupa l'autre pneumogastrique, et l'animal mourut quelques jours après cette seconde opération: la fonction ne s'était donc pas rétablie. Il fallait poursuivre cette recherche, et depuis M. Flourens, la question n'avait fait aucun pas.

J'arrive aux expériences que j'ai faites avec M. Philipeaux.

Sur un Chien, nous avons coupé transversalement l'hypoglosse, nerf moteur de la langue, vers le milieu de son trajet; nous avons arraché toute la partie centrale de ce nerf, avec ses racines bulbaires. Puis, nous avons coupé le nerf pneumogastrique à la partie moyenne du cou; nous avons excisé un long segment du bout périphérique de ce nerf, et, après avoir amené son bout central en contact avec le bout périphérique du nerf hypoglosse, nous avons fait un point de suture pour maintenir en contact ces deux bouts ainsi rapprochés. Le résultat, comme dans les cas de réunion des deux bouts d'un même nerf, se fait attendre plus ou moins, suivant l'âge de l'animal soumis à l'expérience. Après trois ou quatre mois, nous examinions l'état anatomique et physiologique de la réunion. Cette réunion paraissait presque toujours très-bien faite, et l'examen ultérieur du bout périphérique de l'hypoglosse nous démontrait qu'il avait subi une restauration plus ou moins complète. Mais avant de pratiquer cet examen, nous pincions le bout cen-

tral du nerf pneumogastrique, et nous obtenions des mouvements très-manifestes dans la langue : il y avait donc communication parfaite des excitations du bout central du pneumogastrique au bout périphérique de l'hypoglosse. On pouvait cependant nous faire une objection. On pouvait nous dire que cette contraction n'était qu'un mouvement réflexe ; qu'en réalité, l'excitation était conduite au bulbe par le bout central du nerf pneumogastrique ainsi pincé, et qu'une réaction réflexe se faisait sur l'hypoglosse de l'autre côté, par l'intermédiaire du bulbe, réaction qui produisait le mouvement de la langue. Cette objection n'avait d'ailleurs aucune valeur, car il était facile de voir que la contraction avait lieu dans la moitié correspondante de la langue. Mais, pour nous mettre à l'abri de toute contestation, nous coupions le bout central du pneumogastrique à une certaine distance de la réunion ; nous pincions alors la partie restée en rapport avec l'hypoglosse, et nous produisions encore la contraction de la langue, bien qu'il n'y eût plus de chemin ouvert à l'action réflexe. Voici un Chien, chez lequel on a fait une réunion du bout central du nerf pneumogastrique du côté droit avec le bout périphérique du nerf hypoglosse du même côté, il y a près de quatre mois. On a mis à nu les nerfs réunis. Je vois, par la teinte blanche qu'offre le bout périphérique du nerf hypoglosse, qu'il est déjà restauré, au moins en grande partie. Je vais couper immédiatement le bout central du pneumogastrique à quelques centimètres du lieu de la réunion. Je presse ce bout ainsi séparé du centre nerveux, entre les mors d'une pince, et vous voyez aussitôt une forte contraction qui entraîne la langue de gauche à droite en la projetant un peu hors de la cavité buccale. Je recommence : même effet.

Vous pouvez, même de loin, constater ces résultats, car ils sont très-nets et toujours très-apparents.

Nous avons fait aussi plusieurs fois l'expérience dans un sens inverse, c'est-à-dire en unissant le bout périphérique du nerf pneumogastrique au bout central du nerf hypoglosse. La soudure s'effectue tout aussi bien que dans le premier cas, et le bout périphérique du nerf pneumogastrique offre une restauration complète, après avoir subi la dégénérescence atrophique ordinaire, dans toute sa longueur. Quatre ou cinq mois après l'opération, si l'on met à découvert les nerfs réunis l'un à l'autre, et si, après avoir coupé le bout central de l'hypoglosse, le plus près possible du crâne, pour interrompre ses communications avec le centre nerveux, on galvanise ce bout, on observe une modification des mouvements du cœur, c'est-à-dire un ralentissement plus ou moins prononcé et très-passager de ces mouvements. Les effets que nous avons observés plusieurs fois auraient été encore plus marqués sans doute, si nous avions fait l'expérience du côté gauche, au lieu de la faire du côté droit; car, dans l'état normal, chez le Chien, le nerf pneumogastrique gauche m'a semblé avoir une influence plus puissante sur les mouvements du cœur que le nerf pneumogastrique du côté droit. D'ailleurs, le résultat était assez net pour ne laisser aucun doute.

Le nerf hypoglosse et le nerf pneumogastrique sont deux nerfs de fonctions très-différentes, et l'on peut, il me semble, tirer de ces expériences une conclusion générale, et admettre que l'on peut ainsi obtenir une réunion de nerfs quelconques de fonctions différentes, de façon à ce qu'il y ait communication physiologique entre les deux bouts réunis.

Notez bien que je ne vous parle ici que de communica-

tion expérimentale. Peut-on en dire autant de la communication fonctionnelle? Bien que notre attention ait été portée sur cette question, nous n'avons pas pu encore arriver à un résultat décisif. Je crois cependant pouvoir dire d'avance qu'une communication fonctionnelle doit s'établir tôt ou tard dans les cas de ce genre, et les conséquences en seront des plus intéressantes. En effet, dans le cas où le bout central du nerf pneumogastrique est uni au bout périphérique du nerf hypoglosse, toutes les fois que l'animal, soit spontanément, soit par suite d'une influence réflexe, mettra ses nerfs pneumogastriques en activité, il devra se produire des contractions de la langue, qui remplaceront les contractions de l'estomac et du larynx, etc. Ainsi, par exemple, lorsque l'animal criera, il y aura une vive contraction de la moitié correspondante de la langue. De même, dans le cas où l'expérience est faite en sens inverse, et où le bout central du nerf hypoglosse est uni au bout périphérique du nerf pneumogastrique, lorsque l'animal exécute des mouvements de la langue, dans l'action de laper, par exemple, il y aurait, si la communication fonctionnelle entre les deux bouts réunis était bien établie, une modification plus ou moins considérable des mouvements du cœur.

Ces expériences, faites sur des Chiens, nous ont permis de constater un autre résultat qui, comme les précédents, démontre bien que les nerfs de fonctions différentes peuvent s'unir bout à bout de la façon la plus complète. On sait que sur le Chien il y a accolement intime du cordon cervical du grand sympathique au nerf pneumogastrique. Or, nous avons vu la galvanisation du bout périphérique du nerf hypoglosse, uni au bout central du nerf pneumogas-

trique, faire dilater la pupille du côté correspondant. Il y avait donc communication physiologique du bout périphérique du nerf hypoglosse avec le bout, périphérique aussi, du cordon sympathique. Nous avions là une communication entre les fibres des deux grands systèmes nerveux différents. Lorsque nous avons publié nos expériences dans le journal de M. Brown-Séquard, nous n'avions encore vu qu'un résultat de ce genre; mais depuis, nous l'avons constaté de nouveau deux fois. Il est important de noter qu'il s'agit, dans ce cas, de la réunion bout à bout de la partie périphérique d'un nerf avec la partie périphérique d'un autre nerf, et d'une communication des irritations expérimentales de l'une à l'autre.

Nous allons passer maintenant à la réunion des nerfs sensitifs soudés à des nerfs moteurs: les résultats seront-ils les mêmes?

Plusieurs physiologistes ont tenté de résoudre le problème. M. Schwann imagina une expérience ingénieuse qui parut donner une solution négative. Il coupa le nerf sciatique d'une Grenouille, puis, quand la réunion fut complète, il mit à nu les racines de ce nerf. Or, en excitant les racines postérieures, il ne provoquait aucune contraction dans le membre correspondant, et, au contraire, lorsqu'il excitait les racines antérieures, il y avait immédiatement des mouvements. Les fibres sensitives s'étaient donc réunies exclusivement à des fibres sensitives, les fibres motrices à des fibres motrices, ou bien, si une réunion de fibres hétérologues s'était produite, les excitations semblaient ne pas pouvoir passer des unes aux autres.

En 1842, de nouvelles expériences furent faites par

M. Bidder, qui le premier chercha à unir l'hypoglosse et le lingual. Six fois il réunit sur des Chiens le bout central du nerf hypoglosse au bout périphérique du nerf lingual. Deux fois il tenta la réunion dans un sens inverse. Toujours ses tentatives échouèrent. Ces expériences ont été répétées par MM. Schiff, Gluge et Thiernesse, Ambrosoli : aucun de ces auteurs n'a vu les excitations de l'un des bouts se propager à l'autre ; M. Ambrosoli a seulement constaté une régénération du bout périphérique du nerf hypoglosse, et il a vu que l'excitation, soit du tissu cicatriciel, soit du bout périphérique, déterminait des contractions de la langue. Devant de semblables insuccès, on nia complétement la possibilité des réunions de ce genre. Le procédé employé par Bidder est tellement simple, que nous avons été amenés à nous en servir, sans savoir qu'il avait été mis en usage par ce physiologiste. Nous avons fait un grand nombre d'expériences, — plus de cent vingt, — et les résultats que nous allons rapporter ont été de la plus grande netteté.

Pour bien apprécier la valeur de ces expériences, il faut faire une remarque préliminaire : le nerf lingual, nerf sensitif de la langue, s'unit, comme on le sait, à une branche du nerf facial, c'est-à-dire à la corde du tympan. Il semblerait donc que le nerf lingual fût mixte dans la plus grande partie de son trajet, et jusqu'au point où se fait sa distribution périphérique. Mais il n'en est rien : les filets moteurs du facial, formant la corde du tympan, sont complétement épuisés avant l'endroit où nous prenons le lingual. Ces filets s'arrêtent dans le ganglion sous-maxillaire et la glande sous-maxillaire. Dans le point où le lingual est soudé au nerf hypoglosse, il n'y a que des fibres sensitives. Du reste, nous avons vérifié l'exactitude de ce fait,

grâce à la méthode Wallérienne dont je vous ai montré précédemment toute l'importance. Quant au nerf hypoglosse, il contient un certain nombre de fibres sensitives anastomotiques; mais ces fibres ne jouent évidemment qu'un rôle insignifiant dans nos expériences.

Après avoir coupé les deux nerfs, nous pratiquons l'avulsion de la partie centrale de l'hypoglosse ; puis nous excisons un très-long segment du bout périphérique du lingual. Nous unissons alors par un point de suture la partie centrale du nerf lingual à la partie périphérique du nerf hypoglosse. Souvent, au début de nos expériences, une mort prématurée enlevait les animaux, parce que nous avions cru qu'il était préférable de faire l'expérience sur de très-jeunes animaux, et que la mortalité assez considérable dans le jeune âge, chez les Chiens, était relativement énorme à cause des mauvaises conditions auxquelles les nôtres étaient soumis (froid, humidité, mauvaise nourriture, etc.) Toutes nos expériences récentes ont été faites au contraire sur des animaux adultes.

Les cas très-nombreux dans lesquels les animaux sont morts, avant l'époque où l'on se proposait de les examiner, n'ont pas tous été sans utilité, car plusieurs d'entre eux nous ont offert une régénération plus ou moins avancée du bout périphérique, à un moment où, sans réunion, l'altération de ce bout aurait été encore complète. Ainsi, au bout de trente jours, chez les jeunes animaux, au bout de cinquante-cinq à soixante chez les adultes, le bout périphérique du nerf (soit hypoglosse, soit lingual, suivant le sens de la réunion) était déjà en partie restauré.

Chez ceux qui survivaient (le bout central du nerf lingual étant réuni au bout périphérique du nerf hypo-

glosse), toutes les fois que l'examen a pu être fait, quatre ou cinq mois après l'opération, nous avons constaté invariablement que l'excitation mécanique de la partie centrale du nerf lingual produisait des contractions dans la langue. Pour éviter les objections que nous avons déjà examinées à propos du nerf pneumogastrique, nous coupions le nerf lingual à une certaine distance du point de réunion, et nous obtenions des résultats à l'abri de toute contestation. L'excitation mécanique du nerf lingual, ainsi séparé des centres nerveux, produisait constamment une contraction très-forte dans la moitié correspondante de la langue.

Je vais faire l'expérience devant vous, sur un Chien opéré il y a quatre mois. On a mis à nu les nerfs réunis. Je coupe le nerf lingual le plus haut possible. Il y a eu, au moment de la section, des cris de douleur et en même temps un violent mouvement de la langue. Je pince maintenant ce bout du nerf lingual, qui est séparé du centre nerveux, et qui est relié par une soudure nerveuse au bout périphérique du nerf hypoglosse. Vous voyez aussitôt un mouvement de la langue, mouvement presque aussi considérable et de même direction que lorsqu'on excite un nerf hypoglosse normal. Je pince de nouveau, un peu moins loin du lieu de réunion, même mouvement. A chaque excitation nouvelle, je détermine un mouvement semblable. Je tenais à vous montrer cette expérience, car on a encore récemment voulu jeter des doutes sur la réalité de ces réunions. Or, vous devez en être tout aussi surpris que nous-mêmes, car le fait, comme vous le voyez, est bien facile à constater.

Il résulte donc de ces expériences, et de la façon la plus

incontestable, que des fibres sensitives peuvent s'unir bout à bout à des fibres purement motrices, et que, lorsque la réunion est faite, les excitations subies par les fibres sensitives peuvent se transmettre par elles aux fibres motrices. Mais je répèterai ici ce que j'ai dit à propos des expériences sur la réunion du nerf pneumogastrique avec le nerf hypoglosse, c'est qu'il ne s'agit que des excitations expérimentales, et que l'hypoglosse ne recevant plus d'excitations centrifuges spontanées, sa fonction demeure définitivement abolie. On conçoit bien, en effet, que le lingual a conservé ses relations originelles avec la protubérance et le bulbe rachidien; qu'il n'a pas pu acquérir, par le simple fait de sa section, d'autres usages que ceux qu'il a dans l'état normal, et que, par conséquent, il ne peut déterminer dans le bout périphérique du nerf hypoglosse les excitations nécessaires à son fonctionnement normal.

On peut se demander maintenant, si l'on pourrait, dans les expériences dont nous parlons, observer des phénomènes inverses, et constater le passage des excitations du bout périphérique du nerf hypoglosse au bout central du nerf lingual. Une induction légitime nous permet de répondre affirmativement, mais l'expérience directe laisse encore des doutes. Quand on pince le bout périphérique du nerf hypoglosse, le bout central du lingual étant intact, il y a bien douleur, mais cette douleur peut se produire par la communication entre les quelques fibres sensitives contenues dans l'hypoglosse et les fibres du lingual. Toutefois, puisqu'il est prouvé qu'il y a union des fibres du lingual avec les fibres motrices de l'hypoglosse, il est permis de croire que la douleur, causée par le pincement du bout périphérique de l'hypoglosse, est due en partie à une exci-

tation du lingual, par l'intermédiaire des fibres motrices elles-mêmes de l'hypoglosse.

Nous avons fait aussi un nombre assez considérable d'expériences dans lesquelles nous réunissions le bout central de l'hypoglosse au bout périphérique du nerf lingual. Ces réunions se font tout aussi bien que les précédentes. Le bout périphérique du nerf lingual se régénère complétement, après s'être altéré dans toute sa longueur; et, lorsque cette régénération a eu lieu, le pincement du bout périphérique du nerf lingual provoque de vives douleurs. Mais, par la même raison que je viens d'indiquer tout à l'heure, ce résultat n'a pas une signification bien nette, parce que le bout central du nerf hypoglosse contient des fibres sensitives. Chez le Chien il y a même, outre les fibres sensitives anastomotiques, quelques fibres sensitives directes fournies par la petite racine postérieure que possède ce nerf.

Les premières expériences suffisent du reste amplement pour nous permettre de rejeter la conclusion de MM. Gluge et Thiernesse, à savoir, que « le mouvement organique, dans les fibres nerveuses, qui détermine la sensation, doit être différent de celui qui produit la contraction musculaire. »

Et par conséquent, nous voyons encore s'évanouir ici une des preuves qu'on a alléguées pour soutenir que les fibres sensitives et les fibres motrices sont différentes, sous le rapport de leurs propriétés physiologiques.

Résumons maintenant nos études sur ce sujet, et rappelons rapidement nos conclusions.

Nous l'avons vu :

1° Il n'y a aucune différence histologique importante

entre les fibres nerveuses sensitives et les fibres nerveuses motrices. — 2° L'action des excitants est la même sur les unes et sur les autres. — 3° Vous vous rappelez également les résultats identiques obtenus par M. du Bois-Reymond, avec les deux sortes de fibres, dans ses expériences sur les phénomènes électriques qui se manifestent dans les nerfs. — 4° Aucun agent toxique, aucun procédé d'expérimentation n'agit d'une façon spéciale sur les unes ou sur les autres. — 5° Les lois de dégénération et celles de régénération sont identiques dans ces deux ordres des fibres. — 6° Les propriétés physiologiques, contrairement à ce qui a lieu pour les fonctions, s'éteignent et renaissent de la même manière, en suivant la même marche dans les fibres nerveuses motrices et dans les fibres nerveuses sensitives. — Nous venons enfin de voir que les excitations peuvent se transmettre très-librement des unes aux autres.

Que reste-t-il donc comme argument ? Il y a encore un caractère prétendu distinctif que je n'ai pas mentionné dans cette revue rapide; et je ne vous en aurais pas parlé, tant son inconsistance frappe les esprits quelque peu réfléchis, si je ne devais être conduit, en le discutant, à établir l'une des lois fondamentales du mode d'activité des nerfs.

On a allégué que les excitations suivent une marche inverse dans les deux ordres de fibres nerveuses. Dans les nerfs sensitifs, les excitations suivraient une marche centripète, et elles suivraient au contraire une marche centrifuge dans les nerfs moteurs. Or, ce caractère distinctif n'a aucune valeur, comme nous allons le voir.

Examinons d'abord les résultats obtenus par M. Bert, dans ses recherches sur la greffe animale. Voici un Rat que

que je puis vous montrer, grâce à l'obligeance de ce physiologiste, et sur lequel il a fait une expérience très-intéressante. Il a, chez cet animal, introduit l'extrémité terminale de la queue, après avoir écorché cette extrémité, sous la peau de la région dorsale. Après que le travail de la greffe a paru suffisamment avancé entre la région dorsale et l'extrémité de la queue, il a coupé la partie basilaire de la queue à un centimètre environ de sa naissance. Il s'est trouvé alors que l'animal, au lieu de porter cet appendice à l'extrémité postérieure de son corps, l'a porté désormais sur le dos et en sens inverse du sens normal.

Au bout des trois premiers mois, M. Bert n'observait encore que de faibles marques de sensibilité, lorsqu'il pinçait la queue. Puis, après six mois, neuf mois, la sensibilité avait beaucoup augmenté, mais l'animal ne reconnaissait pas encore l'endroit où on le pinçait. Il y a maintenant plus d'un an que l'opération a été faite sur le Rat que vous avez sous les yeux, et vous voyez que, lorsque je pince la queue greffée, il a parfaitement conscience de l'endroit où je le pince, et qu'il se retourne pour mordre l'instrument. Or, les excitations suivent maintenant, dans les nerfs de la queue, une marche inverse de celle qu'elles suivaient primitivement. Au lieu d'aller de la pointe de la queue vers sa base, comme dans l'état normal, elles remontent de la base vers la pointe, puisque c'est la pointe qui est soudée à la région dorsale, et que c'est la base qui est libre. Quant à ce qui concerne la perception distincte que l'animal paraît posséder actuellement de l'endroit qui est pincé, elle n'est peut-être en réalité qu'apparente, et il se peut que ce Rat rapporte les sensations qu'il éprouve, non pas à la queue même que l'on pince, mais aux points

de la région dorsale avec lesquels la queue est greffée. Vous connaissez, en effet, cette loi de la physiologie du système nerveux, en vertu de laquelle toute excitation, faite sur un point quelconque d'un nerf, est rapportée par l'animal à l'extrémité périphérique de ce nerf. Or, dans ce cas, l'excitation des nerfs de la queue se propage aux fibres nerveuses de la région dorsale, avec lesquelles ces nerfs sont unis; et l'animal, pour se défendre, tourne sa tête vers l'endroit d'implantation de la queue, endroit qui lui paraît être le point de départ de la douleur qu'il ressent. Quoi qu'il en soit de cette interprétation, l'expérience remarquable de M. Bert semble démontrer que les fibres nerveuses sensitives peuvent conduire les impressions aussi bien dans le sens centrifuge que dans le sens centripète.

Mais déjà, nous avions, M. Philipeaux et moi, établi ce fait de la façon la plus nette. En effet, dans le cas de réunion du bout central du nerf lingual au bout périphérique du nerf hypoglosse, nous avons fait voir qu'en pinçant le bout central du lingual encore intact, on produit aussitôt, et *simultanément*, de la douleur d'une part, et d'autre part, des contractions dans la moitié correspondante de la langue. Vous avez pu constater ce résultat sur le Chien qui vient d'être examiné devant vous. L'excitation, dans cette expérience, se transmet donc, au même moment, dans le sens centripète et dans le sens centrifuge. J'appelle toute votre attention sur ce fait, qui montre que les excitations se propagent dans les deux sens simultanément. Il se produit une sorte d'éréthisme des fibres nerveuses, lequel se propage, non pas dans un sens seulement, de la périphérie vers le centre par exemple, mais bien dans toute leur longueur.

Faut-il pousser plus loin la démonstration? Je vais répéter ici une de nos expériences dont le résultat, encore inexpliqué, vous intéressera sans doute, ne fût-ce qu'au point de vue qui nous occupe. Nous coupons à un Chien le nerf hypoglosse ; puis nous arrachons toute la partie centrale: nous laissons intact le nerf lingual. Le bout périphérique de l'hypoglosse va s'altérer: avant qu'il soit régénéré nous l'excitons, nous le pinçons, sans rien obtenir; nous agissons alors sur un nerf qui a perdu toute excitabilité. Si nous pinçons le nerf lingual du même côté, lorsque l'hypoglosse a perdu son excitabilité, nous provoquons un mouvement des plus manifestes dans la langue, mouvement presque égal à celui qui est produit en pinçant un nerf hypoglosse tout à fait sain. Voici un Chien sur lequel on a pratiqué l'avulsion du bout central du nerf hypoglosse du côté droit, il y a quinze jours. On a mis à nu ce nerf et le nerf lingual du même côté. Je pince le nerf lingual: il y a immédiatement une douleur très-vive et un mouvement considérable de la langue. Je coupe maintenant le nerf lingual ; je pince le bout périphérique, et vous voyez qu'il y a encore un mouvement très-étendu de la moitié correspondante de la langue. Naturellement il n'y a plus aucune douleur. Je vous répète que le nerf lingual, dans la partie que nous venons de pincer, ne contient pas une seule fibre motrice dans l'état normal. Il s'y est donc fait une modification bien remarquable, et il suffit de quatre jours pour amener ce changement. Nous avons constaté des résultats analogues chez le Lapin. Les effets obtenus, lorsqu'on excite mécaniquement le nerf lingual avant de l'avoir coupé, c'est-à-dire la douleur si vive que l'on observe, en même temps que se produit une forte

contraction de la langue, démontrent donc de la manière la plus évidente que l'excitation, portée sur un point de la fibre nerveuse, ne se propage pas dans un sens unique, mais bien dans les deux sens, d'une façon immédiate et simultanée. C'est là la loi fondamentale du mode d'activité des fibres nerveuses, et nous devons la formuler d'une façon tout à fait générale : toute excitation, portée sur un point quelconque de la longueur d'une fibre nerveuse, se transmet immédiatement et simultanément dans les deux sens, centripète et centrifuge. Cette loi avait déjà été inscrite dans la physiologie générale du système nerveux par quelques auteurs modernes, aux yeux desquels elle avait paru démontrée par les travaux de M. du Bois-Reymond. M. Kühne avait aussi publié des faits qui pouvaient lui servir d'appui; mais, si je ne m'abuse, il me semble que les expériences dont je viens de vous entretenir, contribueront à dissiper les doutes qui restaient encore sur ce point, dans bien des esprits.

Ce qu'il faut noter, c'est que cette conduction en double sens se produit évidemment aussi bien dans les fibres nerveuses motrices que dans les fibres sensitives. Les phénomènes intimes provoqués par une excitation dans les unes et dans les autres sont certainement identiques, ou, ce qui revient au même, le mode d'activité est tout à fait identique ; les résultats fonctionnels seuls varient. De ces fibres, les unes sont en rapport avec les muscles, et l'excitation détermine des contractions ; les autres sont en rapport avec des appareils centraux de sensibilité, et leur excitation provoque de la douleur.

En résumé, la *neurilité* est, suivant toute vraisemblance, la même dans toutes les fibres nerveuses, qu'elles soient mo-

trices, ou sensitives, ou sympathiques, qu'elles soient en rapport avec les organes des sens, et peut-être même qu'elles fassent partie des centres nerveux. On peut se la représenter comme une, agissant de la même façon, quelle que soit la fonction, qui seule varie. La raison de la différence de cette fonction ne doit pas être cherchée dans les propriétés physiologiques des fibres nerveuses elles-mêmes, mais bien dans la différence des connexions de ces fibres, tant avec les parties centrales qu'avec les parties périphériques. Les fibres nerveuses, en un mot, sont très-probablement toutes semblables par leurs propriétés, et ne diffèrent que par leurs fonctions. Il est possible toutefois que le mode d'activité des fibres nerveuses présente, suivant les fonctions auxquelles elles concourent, quelques nuances plus ou moins analogues à celles qui existent entre les fibres musculaires des divers appareils ; mais il n'y a rien là qui porte atteinte à l'identité profonde du mode d'activité. Telle est la vue de physiologie générale par laquelle je termine ce que je voulais vous dire sur les nerfs étudiés en eux-mêmes.



QUATORZIÈME LEÇON.

7 juillet 1864.

CONSIDÉRATIONS PHYSIOLOGIQUES SUR LE PRINCIPE VITAL.

Critique expérimentale de l'hypothèse du principe vital. — Autonomie des éléments anatomiques. — Fatalité des actes de la vie organique.

Avant d'aborder la physiologie des centres nerveux, je désire fixer encore une fois votre attention sur les faits dont je vous ai parlé dans les dernières leçons, et vous montrer, en les rapprochant de quelques autres résultats expérimentaux, l'importance qu'ils peuvent avoir dans la discussion de certaines questions de physiologie générale.

Pendant longtemps, la physiologie s'est représenté les divers phénomènes de la vie organique comme soumis à des forces qui provoqueraient leurs manifestations, et les dirigeraient vers un but déterminé. Ces forces ont reçu successivement les noms d'*archées* (Van Helmont), d'*âme* (Stahl), de *principe vital* (Barthez). Aujourd'hui, on tend très-généralement à abandonner l'hypothèse que ces noms

ont servi à désigner ; toutefois, l'accord n'est pas unanime, et il est encore des écoles où l'on croit, avec toute la ferveur primitive, aux systèmes fondés sur l'existence supposée de ces forces.. Disons d'ailleurs que ces systèmes prêtent à des développements plus ou moins brillants; que, n'étant point forcés de suivre les faits pas à pas, ils peuvent se mouvoir sans obstacles, et, du haut des régions abstraites où ils s'agitent, traiter avec dédain les théories rivales qui se construisent ou se consolident peu à peu, lentement et laborieusement: de plus, ils sont en harmonie avec la tendance presque irrésistible qui pousse sans cesse un bon nombre d'esprits vers le domaine des idées mystérieuses; et c'est là sans doute, ce qui explique comment ces systèmes, souvent combattus, survivent encore.

Je ne puis pas avoir la prétention de réussir là où tant d'autres ont échoué: je veux simplement vous exposer quelques-uns des faits expérimentaux qui me paraissent démontrer d'une façon très-nette l'inanité de ces hypothèses.

Lorsqu'on réfléchit au sens qu'il faut attribuer aux mots de *force vitale*, de *principe vital*, on voit que l'on a désigné généralement sous ces noms une force unique, résidant dans l'individu, et dont dépendraient les diverses manifestations vitales. C'est cette force qui gouverne la nutrition ; qui préside à l'agencement réciproque et aux fonctions des organes, au développement, à la pérennité et à la restauration de la forme typique ; qui contraint pour ainsi dire la matière organisée à entrer dans certains moules, à suivre, dans son évolution progressive, une direction telle, qu'elle reproduise un modèle spécifique

fixé à l'avance. Cette force doit nécessairement être une ; que serait-ce qu'une force de ce genre qui serait divisible ? L'idée de force libre est déjà bien assez obscure, sans qu'on y ajoute une donnée qui la rendrait encore plus incompréhensible qu'elle ne l'est par elle-même.

Si le principe vital existait, il devrait remplir chez les végétaux le même rôle que chez les animaux, variant son mode d'action, chez les uns comme chez les autres, pour diriger le développement de chaque espèce vers une forme déterminée, préfixe.

Rien ne serait plus facile que de vous montrer qu'un grand nombre de faits relatifs à l'étude physiologique des végétaux sont contraires à cette hypothèse. Mais je ne veux pas emprunter des arguments à la physiologie végétale, car un esprit prévenu pourrait leur refuser la valeur qu'ils auraient cependant sans aucun doute.

Passons donc au Règne animal. Les faits abondent, qui démontrent qu'il n'y a pas chez les animaux un principe vital, un et indivisible de sa nature. Qui ne connaît les expériences célèbres de Trembley, si souvent répétées depuis par les physiologistes? On coupe transversalement un Polype d'eau douce. Si le principe vital existe, il est réparti dans toute l'étendue de l'animal, ou bien au contraire il est cantonné dans une région particulière du corps. Eh bien! il semble, en prenant cette proposition pour point de départ, que les deux moitiés de l'animal devront périr, ou bien que l'une des deux pourra seule survivre à l'expérience. Or, les deux moitiés de l'animal survivront, et chacune même, au bout d'un certain nombre de jours, aura reformé un animal complet. On pourra même diviser le Polype en plusieurs segments, et chacun d'eux se com-

plétera et constituera un nouveau Polype entièrement semblable au Polype primitif.

De même, quand on divise une Planaire en plusieurs tronçons, soit dans le sens longitudinal, soit dans le sens transversal, chaque tronçon, comme l'a fait voir Dugès, forme bientôt un animal semblable à celui qui a été ainsi divisé. Des expériences analogues instituées sur d'autres Invertébrés, ont donné des résultats tout semblables.

Le principe vital, cette force une, était donc divisible chez ces animaux. Mais pour nous, dire que le principe vital est divisible, c'est dire qu'il n'existe pas.

Et si nous quittons les bas-fonds du Règne animal, pour nous adresser aux animaux les plus élevés, aux Vertébrés, nous verrons encore l'expérimentation fournir les résultats les plus contraires à l'hypothèse du principe vital.

Je vous ai déjà parlé d'une des expériences de M. Bert, sur la greffe animale. Voici une autre de ces expériences. Il prend un jeune Rat, auquel il coupe une patte ; il dépouille cette patte de sa peau, et l'introduit sous la peau du flanc d'un autre Rat. Au moment de la transplantation, le squelette de la patte n'était pas encore arrivé à son entier développement, les épiphyses n'étaient pas encore soudées aux diaphyses. La patte n'a plus évidemment de principe vital pour diriger sa nutrition : elle va donc rester désormais, une fois greffée, dans l'état où elle se trouve au moment de l'expérience. Eh bien ! non : cette patte se greffe ; elle emprunte les matériaux de sa nutrition à l'animal sur lequel elle est greffée : mais elle va vivre de sa vie propre ; elle va se développer, en conservant les proportions relatives de ses diverses pièces osseuses ; les extrémités épiphysaires de chaque os se souderont au corps ou à la diaphyse de l'os, et au bout

d'un certain temps, au lieu d'une patte en voie de formation, on retrouve une patte dont le squelette est complétement développé, comme si on l'avait laissée à sa place sur le Rat amputé.

Déjà, avant que M. Bert fît son travail sur la greffe, j'avais institué une expérience qui, à elle seule, pouvait suffire, à montrer combien est peu fondée l'hypothèse du principe vital.

Sur des larves de Grenouilles, dégagées de leurs enveloppes depuis vingt-quatre heures, je sépare la queue du reste du corps, et je mets dans l'eau les queues ainsi obtenues. Au moment de l'opération, on ne pouvait distinguer aucun des organes profonds faisant partie de la queue. Elle était à peine transparente, et l'on n'apercevait ni l'axe vertébral, ni les masses musculaires : il paraissait n'y avoir aucun vaisseau dans l'enveloppe cutanée, et l'épiderme, couvert de cils vibratiles, contenait une masse de pigment noirâtre qui contribuait à rendre le segment caudal presque complétement opaque. Les quelques éléments cellulaires que l'on voyait au-dessous de la peau étaient remplis de granulations vitellines. Deux jours après l'opération, la partie axile commence à être reconnaissable; on y distingue déjà confusément les masses musculaires, avec leurs interstices obliques et parallèles. En même temps, la surface de section se cicatrise et bourgeonne quelque peu. Le quatrième jour, les muscles et leurs interstices musculaires se dessinent davantage dans la partie axile; les lames natatoires se détachent plus nettement du reste de la queue ; la quantité des granulations vitellines diminue. Il y a de légers mouvements, spontanés en apparence. Le sixième jour, on voit distinctement les faisceaux musculaires parallèles les uns

aux autres, la colonne vertébrale est bien visible, et l'on aperçoit des rudiments de vaisseaux. Le huitième ou le neuvième jour, les vaisseaux sont mieux dessinés et leurs ramifications se sont compliquées. On aperçoit du sang immobile dans quelques points de ces vaisseaux. Les granulations vitellines ont disparu en grande partie. Le segment caudal s'est progressivement et considérablement accru, en longueur et en largeur. Vers le dixième jour, quelquefois plus tard, ce segment meurt. Il est, à ce moment, tout aussi développé, sous tous les rapports, que la queue des embryons nés le même jour, et non mutilés. La mort a lieu, parce qu'à cette époque du développement, la circulation serait absolument indispensable pour enlever des tissus tous les produits de désassimilation, et pour leur fournir des matériaux nutritifs.

Comment expliquer ces phénomènes si complexes? A-t-on, ici encore, divisé le principe vital, pour en laisser une partie dans le tronc de l'animal et une autre partie dans le segment caudal? Mais, encore une fois, le principe vital est indivisible de sa nature.

Ainsi donc, ces expériences nous conduisent à nier l'existence d'un principe vital tel qu'il faudrait l'admettre pour ne pas en faire une hypothèse absurde. Mais, même en laissant de côté ce genre de preuves, nous pouvons établir encore par la critique expérimentale que le prétendu principe vital ne saurait exister tel qu'on se le représente, en montrant que les attributs caractéristiques dont on l'a cru doué, doivent être envisagés tout autrement qu'on ne l'a fait. Par un de ces attributs, comme nous l'avons déjà indiqué, il serait chargé de maintenir et surtout de restaurer la forme des êtres organisés et des diverses parties de ces êtres.

Dans ce dernier cas, et principalement chez l'Homme, le principe vital prend le nom de *nature médicatrice*. Existe-t-il, en réalité, chez les animaux, une force qui veille au maintien de leur état normal, qui s'oppose aux agressions du monde extérieur, et qui répare les altérations qu'elle n'a pu empêcher ?

Il est certain qu'il se produit chez les animaux une foule de phénomènes qui ont paru prêter un appui à l'hypothèse de la nature médicatrice. Chez les animaux inférieurs, la tendance à la restauration de la forme se montre avec la plus grande netteté. C'est grâce à cette tendance, que les segments d'un Polype, d'une Planaire ou d'une Naïde reproduisent les parties qui leur manquent et reprennent ainsi la forme typique ; c'est ainsi, de même, que sur tant d'animaux inférieurs et sur quelques Vertébrés, certaines parties enlevées se reproduisent avec tous leurs caractères. Qui ne connaît, pour ne parler que des exemples le plus souvent cités, la reproduction des pattes des Ecrevisses, des tentacules d'Escargots, des nageoires des Poissons, des membres, de la queue, des mâchoires du Triton et de la queue des têtards de Grenouilles ?

D'autre part, même sur les animaux supérieurs, nous voyons des faits du même genre. La cicatrisation des plaies n'est-elle pas un indice de la tendance à la restauration ? Et la guérison des lésions morbides spontanées ne doit-elle pas aussi être considérée de même? Et ne voit-on pas cette tendance se manifester dans bien d'autres cas, et d'une façon bien plus évidente ? Enlevez du sang à un animal : au bout d'un certain temps, le sang aura repris tous ses caractères normaux, comme quantité totale et comme proportions relatives de ses éléments anatomiques et chimi-

ques. Faites une seconde, une troisième saignée, et chaque fois, si le temps laissé entre les opérations est suffisant, la réparation sera complète.

Fracturez un des os d'un animal : la fracture se consolidera, et un travail plus ou moins compliqué sera accompli pour cette consolidation. On peut dire que ce travail est même un des exemples les plus remarquables que l'on puisse citer de la tendance à la restauration de la forme. Supposons une fracture simple et sans chevauchement. On sait qu'au bout d'un certain temps, il se sera formé un cal osseux qui réunira les deux fragments, et qu'en même temps, d'ordinaire, le canal médullaire se sera comblé par une ossification nouvelle au niveau de la fracture et dans la partie des deux fragments, voisine de la fracture. Or, à ce moment, l'os différera notablement de ce qu'il doit être dans l'état normal. Cette obturation du canal médullaire, l'augmentation de volume au niveau du cal, la structure moins compacte de l'os nouveau, tous ces caractères sont évidemment anormaux. Eh bien ! il se fera peu à peu un travail qui perfectionnera progressivement l'œuvre primitive. La substance osseuse deviendra plus compacte dans les points qui doivent persister ; le canal médullaire se rétablira par médullisation de la substance osseuse qui le remplit, et enfin, la saillie du cal diminuera peu à peu et pourra même, sur de jeunes sujets, s'effacer complétement.

Si la fracture a eu lieu avec chevauchement permanent des fragments, ces fragments seront enveloppés dans une capsule osseuse qui constituera le cal. La difformité considérable qui résultera de cette consolidation vicieuse, tendra à s'amoindrir et subira toujours chez les jeunes sujets

une diminution très-notable. En même temps, les parties des fragments qui sont au milieu de la capsule osseuse, disparaîtront peu à peu par médullisation, et, au bout d'un certain temps, si l'on scie en deux moitiés l'os fracturé, on verra que la disparition de ces portions d'os est complète, et que le canal médullaire renflé au niveau de la fracture, est en pleine et directe continuité d'un bout à l'autre de l'os.

La tendance à la restauration ne se montre-t-elle pas encore dans les cas où l'on a enlevé une portion plus ou moins grande d'un os, surtout si l'on a laissé le périoste en place? M. Flourens n'a-t-il pas fait voir que des portions considérables d'os longs, que des tronçons de côtes de plusieurs centimètres de longueur, sont reproduits avec tous leurs caractères normaux, de telle sorte que l'os d'un membre, ou que l'os costal, qui ont été soumis à l'expérience, reprennent leur forme et leur longueur normales, à la suite de cette régénération?

Et les nerfs! n'avons-nous pas vu quelle puissance de régénération ils possèdent?

Du reste, ce n'est pas seulement dans les conditions pathologiques que la tendance à la restauration se manifeste; on peut dire que, dans l'état normal, le fonctionnement des organes ne s'accomplit pas, sans qu'il y ait une destruction et une restauration corrélatives constantes. Toute fonction tend à détruire les instruments au moyen desquels elle s'effectue.

Il y a un grand nombre de parties dans lesquelles les éléments anatomiques, qui servent à la fonction, sont entièrement détruits, après une existence plus ou moins courte, et sont remplacés par de nouveaux éléments semblables;

c'est ce qu'on voit pour les cellules épithéliales de l'estomac, de l'intestin, par exemple, et encore mieux pour celui des culs-de-sac des glandes mammaires, pendant la lactation. Dans beaucoup d'autres points du corps, les éléments anatomiques ne sont pas éliminés chacun tout d'une pièce, comme dans ces exemples, mais ils subissent une destruction et une réparation moléculaires constantes. Je laisse de côté la question, très-importante et très-difficile à résoudre, de savoir si les éléments anatomiques sont attaqués dans toutes leurs molécules, soit par l'usure fonctionnelle, soit par le travail nutritif : je dis uniquement qu'il y a, en tout cas, une altération de certaines parties constituantes de ces éléments, que l'état normal typique de ces éléments est ainsi modifié, et qu'il y a nécessairement un travail consécutif ou subintrant de réparation, de restauration. Contentons-nous de citer comme exemples ce qui a lieu pour les muscles et pour les nerfs. Les expériences de M. du Bois-Reymond ont fait voir que les muscles, à la suite de contractions répétées et prolongées, deviennent acides, au lieu de conserver la réaction neutre qu'ils ont dans l'état normal. M. Funke a constaté qu'une modification du même genre se produit dans les nerfs qui ont subi des excitations répétées ou longtemps continuées. N'est-ce pas là une preuve péremptoire que ces organes se modifient, s'altèrent, par le seul fait de leur mise en jeu? On peut présumer qu'il en est de même des parties centrales du système nerveux, c'est-à-dire des ganglions, de la moelle épinière et de l'encéphale lui-même.

La tendance à la restauration peut donc être regardée comme un fait de physiologie générale, et ne doit pas être reléguée dans le domaine de la physiologie pathologique.



Le nom de nature médicatrice qu'on a donné à cette tendance, serait, d'après ces seules considérations, une désignation tout à fait impropre; mais nous devons le rejeter surtout par des motifs d'un autre ordre.

La nature médicatrice ne serait en somme autre chose que le principe vital travaillant à réparer les divers désordres introduits dans la machine organisée et vivante : ce serait cette force unique, supérieure, indépendante jusqu'à un certain point, et à laquelle obéiraient toutes les actions vitales, qui les dirigerait d'une façon intentionnelle vers un but : la réparation des altérations, la restauration de la forme typique.

Mais si nous reprenons les expériences faites sur les animaux inférieurs, sur les Polypes d'eau douce, sur les Planaires, nous voyons bien que cette tendance à la restauration n'est pas une manifestation d'une force unique, indivisible, et que cette tendance est, au contraire, si bien disséminée, qu'un segment d'un de ces animaux, reproduit bientôt, en se complétant, un animal parfait.

Cette tendance à la restauration est bien certainement disséminée aussi chez les animaux supérieurs, chez les Vertébrés. On peut presque affirmer, tant la probabilité est grande, que, si l'on avait le moyen d'entretenir une circulation régulière dans un membre de Salamandre aquatique, après l'avoir entièrement séparé du corps, on verrait en amputant la main ou le pied de ce membre, cette main ou ce pied se reproduire avec la même régularité que si cette amputation avait été faite sur l'animal lui-même. Des expériences moins probantes que ne serait celle-ci, mais très-suffisantes, nous montrent d'ailleurs que la tendance à la restauration se manifeste dans les

parties séparées du tout, aussi bien que lorsqu'elles sont dans leurs rapports normaux. Dans une de ses expériences sur la transplantation, après avoir obtenu une greffe de la queue d'un Rat sous la peau d'un autre Rat, M. Bert fait une fracture d'un des os de la queue transplantée. Or, cette fracture se consolide avec la plus grande régularité, et en passant par les phases diverses que l'on observerait dans la queue normale d'un autre Rat. D'autre part, n'avons-nous pas vu qu'un tronçon de nerf hypoglosse ou de nerf lingual, pris sur un Chien et transplanté sous la peau de l'aine de l'animal, offre une régénération plus ou moins prononcée, après avoir subi une altération profonde dans toute sa longueur?

Concluons donc que la tendance à la restauration n'est pas une manifestation d'un principe unique quelconque, mais que cette tendance paraît appartenir d'une façon égale à toutes les parties du corps, et qu'elle ne demande pour se réaliser que les conditions fondamentales de la vie, la nutrition et l'excitation respiratoire.

Outre la tendance à la restauration de la forme typique, il y a une autre manifestation vitale extrêmement remarquable, et qui offre même un caractère de généralité plus saillant encore, c'est la tendance à l'acquisition de cette forme typique. Or, cette tendance pourrait aussi être considérée par les philosophes qui admettent un principe vital, comme un des attributs de ce principe, qui dirigerait dans l'animal vivant le travail de développement, guiderait pour ainsi dire ce travail et le soutiendrait jusqu'au moment où le type est réalisé, et l'enchaînerait alors tant que la forme typique reste intacte.

C'est ainsi qu'on s'expliquerait cette évolution si régulière des germes qui amène chacun d'eux à revêtir progressivement tous les caractères constants, uniformes, du type spécifique.

Cette tendance à l'acquisition de la forme typique se montre non-seulement dans l'être tout entier, mais tout aussi clairement dans chacune des parties de cet être. Ainsi, certaines expériences sur les os nous font voir un des exemples les plus frappants de cette tendance. On nourrit un très-jeune animal avec de la garance pendant quelques jours: tous ses os se colorent dans toute leur épaisseur. On supprime alors la garance, et l'animal, remis à un régime ordinaire, continue à croître et à se développer. L'étude des os, faite alors à des époques diverses, montre que leur développement ne s'effectue pas comme on l'avait cru, par addition extérieure de couches régulières et par résorption de couches non moins régulières à la face interne du canal médullaire ; mais la résorption et la formation osseuses se font par points limités, molécule à molécule : c'est une sorte de modelage moléculaire, intérieur et extérieur, lequel enlève ici des molécules qui constitueraient une saillie anormale, comble là des dépressions, évide le canal intérieur dans les points qui doivent être élargis, et travaille pour ainsi dire de la façon la plus précise, à donner à l'os la forme typique qu'il doit présenter dans l'état adulte.

D'autre part, ce qu'il faut bien noter, c'est que ce travail si remarquable, et si régulièrement progressif, s'arrête à point nommé, à une époque fixe et déterminée pour chaque espèce. Le cartilage épidiaphysaire cesse de proliférer, et il n'y a plus de production d'éléments ostéogéniques au

niveau des limites supérieures et inférieures de la diaphyse, ni à la face profonde du périoste. Les cartilages épidiaphysaires disparaissent, les épiphyses se soudent à la diaphyse, et, dès lors, la longueur et la grosseur de l'os sont définitivement constituées. Tout est arrêté en grande partie, et les divers processus, surtout celui de production d'os par le périoste et celui de médullisation des couches profondes de l'os, ne reprennent leur activité première que dans le cas où une restauration de la forme devient nécessaire, par suite d'une fracture ou d'une autre lésion des os.

Quelque favorables, en apparence, que soient ces faits à l'hypothèse du principe vital, on peut dire cependant qu'ici encore, il n'y a pas à invoquer l'intervention de cette force hypothétique, pour expliquer tous ces phénomènes. En effet, les expériences démontrent que ces phénomènes se manifestent tout aussi bien dans des parties détachées du corps, et soustraites par conséquent à l'influence du prétendu principe vital. Et ce sont encore les expériences que j'ai déjà citées qui vont servir à cette démonstration. N'avons-nous pas vu que la queue d'un têtard de Grenouille, séparée du corps, alors que tous les éléments anatomiques sont à l'état d'ébauche, alors que la forme définitive est loin d'être encore dessinée, se développe régulièrement pendant tout le temps que les granulations vitellines, accumulées dans les éléments anatomiques, peuvent suffire à la nutrition, et que les déchets de la nutrition n'encombrent pas trop les tissus ? Ne vous ai-je pas dit que, lorsque le développement s'arrête, il est tout aussi avancé que dans la queue non coupée des têtards du même âge ? Le segment caudal ne présente-t-il pas alors la forme générale et tous les

détails morphologiques que l'on trouve dans cette queue non coupée? Quoi de plus probant que ce fait? Les expériences de M. Bert ont d'ailleurs la même signification et la même portée. Cette patte, cette queue de Rat, séparées de l'animal dont elles faisaient partie, et transplantées sous la peau d'un autre Rat, offrent un développement défini, orienté pour ainsi dire d'une certaine façon, tout comme si elles n'avaient pas été déplacées; et les épiphyses se soudent à la diaphyse, à l'époque déterminée pour chaque os, et dans l'ordre qui leur est assigné.

La tendance à l'acquisition de la forme typique se manifeste donc d'une façon indépendante dans les diverses parties de chaque corps organisé. Chaque germe, dans son développement, tend et arrive à réaliser le type de ses ascendants; et, une fois le développement achevé, chaque élément anatomique possède quelques traits de ce type, qu'il tend à restaurer lorsqu'une cause quelconque les a altérés. Ce qui est profondément obscur et qu'il faut bien admettre pourtant, c'est cette sorte de conspiration de tous les éléments, quand il s'agit de la restauration d'une partie susceptible de régénération; mais ce *consensus* si remarquable se manifeste alors même que la partie est séparée du tout. Disons d'ailleurs que ces sortes de conspirations fonctionnelles se retrouvent dans un bon nombre des processus de la physiologie normale.

Les diverses expériences dont je viens de vous entretenir, peuvent servir d'arguments pour mettre dans tout son jour l'autonomie physiologique des éléments anatomiques, et nous font voir que chacun d'eux possède et transporte avec lui les énergies spécifiques dont on a voulu faire les

attributs du prétendu principe vital. Nous pourrions encore citer les expériences confirmatives si intéressantes de M. Ollier, dans lesquelles on voit les éléments ostéogéniques du périoste s'ossifier alors qu'ils ont été enlevés de la face profonde du périoste et transplantés dans le tissu cellulaire sous-cutané d'une région quelconque du corps.

Ces expériences peuvent aussi contribuer à rendre évidente la fatalité des actes principaux de la vie organique, et à montrer ainsi que les diverses tendances, qu'on avait regardées comme des attributs du principe vital, loin d'agir d'une façon plus ou moins intentionnelle, comme on le supposait dans cette hypothèse, se manifestent au contraire fatalement, nécessairement, aveuglément.

Oui, la fatalité existe dans le monde organique comme dans le monde inorganique, et ce n'est pas là un rêve théorique comme les hypothèses précédentes, c'est une donnée expérimentale.

Tous ces merveilleux phénomènes d'acquisition de la forme typique, d'arrêt de développement à heure fixe pour ainsi dire, de restauration ; tout cela se fait fatalement et aveuglément, que le résultat soit utile, inutile ou même nuisible.

Vous transplantez un lambeau de périoste : il s'y fait, comme l'a montré M. Ollier, non pas une simple calcification, mais une ossification véritable, avec tous ses caractères. Où est le but utile de cette ossification ? N'eût-il pas mieux valu pour le bien de l'individu que ce lambeau transplanté disparût par résorption moléculaire ?

Vous transplantez un nerf. Il se régénère après s'être altéré, et il reprend sans aucun doute sa neurilité. A quoi

peut servir ce tronçon de nerf, désormais privé de toutes relations avec le centre nerveux? Pourquoi acquiert-il de nouveau une excitabilité qui ne peut plus être mise en jeu? La même question ne pourrait-elle pas être posée à propos de la restauration du bout périphérique du nerf hypoglosse, après arrachement de toute la portion centrale de ce nerf? Nous savons ici que ce bout nerveux a récupéré sa motricité; et cette motricité doit rester inutile à tout jamais. Et tous ces autres exemples de transplantation que l'on pourrait citer? La greffe de l'ergot d'un Coq dans la crête de cet animal ou d'un autre animal de la même espèce, la greffe de la queue ou de la patte d'un Rat sous la peau d'un autre Rat : pourquoi ces greffes réussissent-elles? Pourquoi l'accroissement de cette patte ou de cette queue se fait-il d'une façon si régulière, et s'arrête-t-il à une époque préfixe? Qui ne voit qu'il n'y a là aucune prévision du but à atteindre, et que les phénomènes ne demandent pour se manifester, et se manifester fatalement, en suivant une marche nécessaire, que les conditions qui rendent la vie possible? Ces conditions, la greffe les rétablit dans certains cas; et, dans d'autres cas, ceux des nerfs restaurés sur place, elles n'ont été que momentanément troublées.

Si, dans les faits précédents, nous voyons que, sans but utile, les phénomènes les plus importants et les plus complexes de la vie se manifestent de la façon la plus régulière, il est d'autres faits qui démontrent que les actes de la vie organique s'effectuent même alors que le résultat obtenu est nuisible.

Je répète une des expériences de Dugès : je fais sur une Planaire une section longitudinale qui, partant de l'extrémité antérieure du corps, s'arrête au milieu de la longueur

de l'animal. Si le principe vital, si la nature médicatrice, avaient pour l'individu ainsi opéré une sollicitude aussi grande qu'on a pu le penser, ces forces vigilantes devraient se hâter d'amener la soudure des deux parties ainsi séparées. Mais il n'en est rien : ces deux parties s'éloignent l'une de l'autre angulairement, et chacune d'elles, au bout de quelques jours, s'est complétée en régénérant les parties qui lui manquent, de telle sorte qu'alors on a sous les yeux un monstre à deux têtes, dont chacune a son instinct propre, se meut d'une façon égoïste; et la vie de cet animal monstrueux est devenue par suite, comme on le conçoit, extrêmement pénible.

Mais même chez les animaux supérieurs, ne voit-on pas trop souvent le travail de cicatrisation, au lieu de produire un résultat utile, déterminer des difformités telles, qu'elles exigent l'intervention de l'art chirurgical, ou persistent à l'état d'infirmités incurables ?

Nous sommes ainsi ramenés aux conclusions que je formulais d'avance, à savoir que les actes de la vie organique s'effectuent d'une façon fatale, nécessaire, aveugle. Mais quand nous parlons de fatalité dans l'ordre de faits qui nous occupe, nous n'entendons pas dire, comme on le conçoit bien, que ces faits sont l'œuvre plus ou moins complète du hasard. Nous savons trop bien que le hasard n'existe pas, et que ce que nous nommons ainsi n'est autre chose qu'une cause ou une série de causes qui nous échappent. Il n'y a pas de phénomènes absolument détachés, prime-sautiers : tout n'est dans la nature entière qu'un enchaînement de causes-effets et d'effets-causes. Il est clair, par conséquent, qu'il y a des conditions nécessaires pour les

manifestations des actes de la vie organique, comme pour les phénomènes du monde inorganique. Mais je le répète, dès que ces conditions existent, dès que les causes excitatrices agissent, la substance organisée et vivante entre en activité pourvu qu'elle reçoive des matériaux nutritifs et respiratoires, et cette activité qui varie suivant la nature des éléments anatomiques intéressés, se manifeste forcément, aveuglément, quel que soit le résultat qui doive être produit.

QUINZIÈME LEÇON.

9 juillet 1864.

MOELLE ÉPINIÈRE.

Notions sommaires sur l'anatomie physiologique de la moelle épinière. — Relations des faisceaux de la moelle avec l'encéphale, avec la substance grise de la moelle, avec les racines des nerfs. — Relations de ces racines avec les diverses parties de la moelle épinière.

La plupart des nerfs sensitifs et moteurs ont leurs points de terminaison ou d'origine dans la moelle épinière, et cet organe sert ainsi d'intermédiaire entre ces nerfs et l'encéphale. C'est en passant par la moelle, en effet, que les incitations volontaires viennent mettre en action le plus grand nombre des nerfs moteurs ; c'est aussi en passant par elle que presque toutes les impressions sont conduites aux parties de l'encéphale où elles doivent se changer en sensations. D'autre part, la moelle épinière est l'organe principal des actions réflexes. Pour étudier ses fonctions, il est donc nécessaire de se placer successivement à deux points de vue. On doit l'envisager d'abord comme organe conducteur, puis comme centre nerveux.

Mais avant d'aborder l'étude physiologique, il convient d'indiquer d'une façon très-sommaire les notions relatives soit à la structure, soit à la texture de cet organe, qui peuvent fournir des données à la solution de quelques-uns des problèmes soulevés par cette étude.

Placée dans le canal qui est creusé au milieu des vertèbres, la moelle épinière ne se prolonge jusqu'à l'extrémité de la colonne vertébrale que chez un certain nombre de Vertébrés. Chez d'autres, chez les Mammifères par exemple, elle se termine à une distance plus ou moins grande de cette extrémité. Ainsi, chez l'Homme, elle ne dépasse pas la seconde vertèbre lombaire, qu'elle n'atteint même pas toujours, et, au-dessous de ce point, elle n'est plus représentée que par un prolongement grêle qui a reçu le nom de *filum terminale.*

Chez certains Vertébrés, ainsi que je l'ai dit, la moelle se prolonge jusqu'à l'extrémité de la colonne vertébrale, chez les Reptiles, par exemple, chez les Batraciens urodèles, chez la plupart des Poissons. Mais, chez certains animaux, la moelle est beaucoup plus courte relativement qu'elle ne l'est chez l'Homme. Ainsi chez les Chiroptères, chez le Hérisson, chez l'Echidné, elle se termine au milieu de la région dorsale, fait d'autant plus remarquable pour ce dernier animal, comme le fait observer M. Stannius, que chez l'Ornithorhynque la moelle ne se termine que dans le canal des vertèbres sacrées. Chez la Baudroie (*Lophius piscatorius*) et chez le Poisson-lune (*Orthragoriscus mola*), Arsaky a montré que la moelle dépasse à peine la cavité crânienne, et que le canal vertébral ne contient que la *queue de cheval.* Chez la Baudroie, en effet, la moelle paraît se terminer à la

partie postérieure de la cavité crânienne; mais si l'on écarte les nombreux filets qui constituent la queue de cheval, on peut voir un cordon cylindrique, assez grêle, qui continue manifestement la moelle épinière en représentant le *filum terminale*, et que l'on suit presque jusqu'à l'extrémité de la colonne vertébrale. Ce cordon est, en grande partie, de coloration grise ; mais on y distingue cependant, sur les parties latérales, des bandes longitudinales blanches formées de faisceaux de fibres nerveuses ; et l'on voit, de distance en distance, se détacher symétriquement de ces parties latérales, des filaments nerveux, véritables paires nerveuses rachidiennes. Cette disposition ne fait, du reste, que reproduire, en l'exagérant, celle que présente le *filum terminale* chez l'Homme lui-même. D'après nos dissections, ce cordon se terminerait, comme cela a lieu pour la moelle chez plusieurs Poissons, par un renflement d'apparence ganglionnaire d'où partiraient les nerfs destinés à la nageoire caudale. Je mets sous vos yeux une préparation qui vous montre clairement ces particularités, sauf la dernière, l'extrémité du *filum terminale* n'ayant pas pu être conservée. Chez le Poisson-lune, la moelle épinière se termine bien certainement vers la partie postérieure de la cavité crânienne, par deux cordons très-grêles et contigus, d'apparence ligamenteuse, répondant aux deux moitiés de la moelle, et que l'on perd presque aussitôt de vue, au milieu des nombreux nerfs qui forment une touffe volumineuse en arrière de la moelle. Le canal vertébral, ouvert jusqu'à l'extrémité du corps, ne contient que les prolongements de cette touffe constituant la queue de cheval. Il n'y a pas de cordon grisâtre situé au milieu des nombreux

nerfs qui constituent cette queue de cheval, comme chez la Baudroie; et, à l'extrémité postérieure du canal vertébral, on ne trouve aucun renflement ganglionnaire terminal. Un fait bien digne d'attention, c'est le développement énorme des ganglions du système nerveux sympathique, dans la partie postérieure du corps, chez le Poisson-lune. Peut-être en est-il de même chez la Baudroie, où se trouve la condition semblable de l'absence de véritable moelle épinière intra-vertébrale; mais jusqu'ici nous n'avons pas pu examiner l'état du système sympathique chez ce Poisson.

La moelle, qui est légèrement aplatie d'avant en arrière chez l'Homme et chez certains animaux, affecte, chez un bon nombre d'autres animaux, une forme à peu près cylindrique. Chez la Lamproie, ainsi que vous pouvez vous en assurer, elle a la forme d'un ruban aplati, élastique, et elle possède une ténacité remarquable: on peut en effet, après avoir coupé la tête et l'extrémité de la queue de l'animal, extraire toute la moelle sans la déchirer, en la saisissant entre les mors d'une pince dans le canal vertébral, presque à l'origine de ce canal, et en la tirant à soi.

On sait que, chez les Mammifères, le cordon rachidien offre deux renflements qui correspondent, l'un à l'origine des nerfs des membres antérieurs, l'autre à l'origine des nerfs des membres postérieurs. Ces renflements se retrouvent chez la plupart des Vertébrés quadrupèdes, et sont plus ou moins volumineux, suivant les animaux, et surtout suivant que les membres auxquels ils fournissent des nerfs sont destinés à exécuter des mouvements plus énergiques, ou qu'ils sont destinés à servir d'organes tactiles plus ou moins parfaits. Chez certains Vertébrés, on a avancé que

les renflements sont plus nombreux. Ainsi, d'après Arsaky, la moelle épinière du Poisson-lune présenterait plusieurs renflements. J'ai pu me convaincre que cette assertion est inexacte. La moelle épinière qui, chez un individu de moyenne taille, n'a pas plus d'un centimètre de longueur, à partir de l'extrémité postérieure du cervelet, n'a pas un volume bien plus considérable que chez les autres Poissons, et il n'y a rien qui donne l'idée de renflements successifs. Suivant Carus et Dugès, il y aurait, chez les Ophidiens, un léger renflement à l'origine de chaque paire de nerfs. M. de Quatrefages a constaté une disposition semblable chez l'*Amphioxus*, et M. Faivre a décrit des renflements du même genre chez le Lump (*Cyclopterus lumpus*). Nous avons pu étudier la moelle de plusieurs Lumps, et nous avons reconnu qu'il n'y a pas de renflements : vous pouvez vous en convaincre par vous-mêmes, en examinant cette moelle de Lump. Probablement M. Faivre aura eu à sa disposition un individu déjà altéré. Mais l'existence de renflements au niveau de l'origine de chaque paire de nerfs paraît certaine chez l'*Amphioxus*, et c'est là un fait intéressant, car chez cet animal, le dernier des Vertébrés, on trouve ainsi une transition entre la moelle épinière et la chaîne ganglionnaire des Arthrozoaires.

Je ne vous parlerai ni des sillons, ni des cordons de la moelle épinière, ni de ses enveloppes : ce sont là certainement des détails très-importants d'anatomie descriptive; mais je ne puis m'en occuper ici, et j'ai hâte d'arriver aux notions qui peuvent servir directement à nos études physiologiques. J'arrive donc immédiatement à l'indication des parties constituantes de la moelle épinière. Nous prenons

toujours les Vertébrés supérieurs et plus particulièrement les Mammifères, comme types, pour nos aperçus généraux.

Quand on fait une section transversale de la moelle, on voit tout d'abord, comme vous le savez, qu'elle est formée de deux substances de couleur différente. La substance la plus externe, qui sert comme d'enveloppe à la substance centrale, est blanche. L'autre, au contraire, est grise.

Les divers cordons de la moelle, sorte d'enveloppe corticale, sont formés de substance blanche exclusivement. Quels sont les éléments constituants de la substance blanche ? Ils sont les mêmes que ceux des nerfs; la substance blanche corticale est composée de faisceaux de fibres nerveuses dirigées pour la plupart suivant l'axe de la moelle, plus grêles que celles des nerfs, revêtues d'une enveloppe conjonctive plus ténue. Au milieu de ces faisceaux se trouve du tissu conjonctif et des vaisseaux. Le tissu conjonctif forme une couche mince appliquée sur la surface de la moelle épinière et remplit les sillons antérieurs et postérieurs. De ce tissu partent des prolongements qui s'enfoncent entre les fibres nerveuses, entourent chacune d'elles, et traversent ainsi toute l'épaisseur des faisceaux de la moelle pour aller se rendre dans la substance grise. Il constitue une sorte de gangue qui cimente tous les éléments anatomiques nerveux, ou *éléments nobles*; il joue du reste ici, comme partout ailleurs, le rôle physiologique important que les travaux de M. Virchow ont fait connaître: il sert de voie aux matériaux destinés à la nutrition intime.

La substance grise, substance médullaire de la moelle épinière, est constituée par des éléments divers, que nous

retrouverons, plus ou moins modifiés, dans la substance grise des autres parties des centres nerveux: 1° par des cellules nerveuses, 2° par une matière granuleuse contenant des noyaux; 3° par des fibres nerveuses; 4° par des vaisseaux et du tissu conjonctif. Nous allons dire quelques mots de ces différents éléments, en commençant par les plus caractéristiques.

a. *Cellules nerveuses.* — Ce sont les organites fondamentaux des parties nerveuses centrales. On les retrouve dans toutes ces parties : moelle épinière, moelle allongée, hémisphères cérébraux, ganglions spinaux, ganglions du grand sympathique, etc. Elles existent en général chez tous les animaux ; chez quelques-uns d'entre eux seulement, leur existence est douteuse.

Voici les caractères des cellules nerveuses. Ce sont de petits amas d'une matière protéique nerveuse, transparente, finement granuleuse, munis d'ordinaire de plusieurs prolongements. Ces amas renferment un noyau pourvu d'un nucléole, quelquefois de deux ou trois nucléoles, et sont probablement contenus dans une membrane enveloppante extrêmement ténue. D'après des recherches faites surtout sur les ganglions spinaux (Lieberkühn, 1849; Guido Wagener, 1857; — Harless, lobe électrique de la Torpille), on peut se demander si les prolongements cellulaires ne naîtraient pas du nucléole de la cellule. Mais, au moins pour la moelle épinière, ce fait me paraît plus que douteux, car j'ai vu très-nettement, sous l'influence des réactifs colorants, le nucléole des cellules se teindre d'une façon toute spéciale, très-différente de celle du prolongement, et je n'ai jamais pu suivre ce prolongement dans l'intérieur de la cellule. Le nucléole, surtout chez les Vertébrés inférieurs,

offre quelquefois, il est vrai, une ou plusieurs saillies coniques; mais ces saillies m'ont toujours paru se terminer librement à une très-petite distance de leur base. Dans la cellule, entre le noyau et la membrane enveloppante, on trouve d'ordinaire un amas de pigment granuleux, brunâtre, plus ou moins étendu, mais souvent localisé dans une partie limitée de la cellule. Toutes les parties constituantes de la cellule sont assez résistantes. Les prolongements paraissent de même nature que la substance fondamentale de la cellule, au moins dans le voisinage de celles-ci. Beaucoup d'entre eux se ramifient, et l'on peut suivre assez loin leurs ramifications.

Les cellules nerveuses de la moelle sont unipolaires, bipolaires ou multipolaires, c'est-à-dire qu'elles ont un, deux prolongements, ou davantage. Ces prolongements paraîtraient être la terminaison ou l'origine, dans la substance grise, des tubes nerveux de différentes fonctions, ou bien, en se confondant avec des prolongements d'autres cellules, serviraient à mettre en communication des cellules plus ou moins éloignées les unes des autres. Du moins, c'est ainsi que l'on décrit très-généralement les relations terminales de ces prolongements. Mais la vérité est que l'on n'a constaté que bien rarement ces relations des prolongements des cellules avec ceux d'autres cellules ou avec les fibres nerveuses dont ils formeraient le filament axile. Ceux qui en parlent avec le plus d'assurance ne sont pas toujours ceux qui ont cherché à en constater l'existence. Que de préparations de la substance grise de la moelle n'ai-je pas examinées ! Eh bien, je déclare catégoriquement que je n'ai vu les communications de cellules à cellules qu'un très-petit nombre de fois. Lorsqu'on n'est pas très-sévère

pour soi-même dans ce genre d'observations, on arrive à des résultats très-différents, car rien n'est plus commun que de pouvoir suivre le prolongement d'une cellule jusqu'à une autre cellule ; mais si l'on regarde d'un peu près, avec la ferme intention de rejeter le fait pour peu qu'il soit douteux, on est presque toujours forcé d'en arriver là. Ou bien le prolongement ne va pas réellement jusqu'à la cellule, ou bien, ce qui est le plus fréquent, il la contourne, dans un sens ou dans un autre, pour aller se porter plus loin. Je dis également sans hésiter que la constatation des relations des cellules avec les fibres nerveuses est tout aussi difficile. Je suis heureux de me trouver d'accord avec R. Wagner, qui, après avoir été aussi absolu que possible dans ses opinions sur la réalité de toutes ces relations, et après les avoir fait adopter par la plupart des histologistes, est arrivé, par suite de nouvelles recherches sur les centres nerveux, à mettre en doute ses propres opinions, en ce sens qu'il n'admet plus que tous les prolongements de cellules soient des commissures intercellulaires ou des filaments axiles de fibres nerveuses.

b. *Matière granuleuse.* — Outre les cellules nerveuses, on trouve dans la substance grise une matière finement granuleuse parsemée de noyaux, et dont la nature n'est pas encore définitivement déterminée. Cette matière, qui environne de tous côtés les cellules nerveuses, est transparente, finement granuleuse, et, au premier coup d'œil, forme une sorte de gelée contenant des noyaux de diverses dimensions. Une étude plus attentive permet d'y reconnaître une multitude innombrable de très-fines fibrilles constituant en quelque sorte la trame qui soutient la matière granuleuse. Ces fibrilles se retrouvent dans la sub-

stance grise de toutes les régions des centres nerveux. Pour un grand nombre d'anatomistes, cette matière appartiendrait à la série des éléments de tissu conjonctif et ne jouerait par conséquent aucun rôle direct dans les phénomènes d'innervation centrale. Pour d'autres auteurs, cette matière serait réellement de nature nerveuse; ce serait une matière nerveuse diffuse, comme le pensait M. Henle. Dans le premier cas, les fibrilles de cette matière seraient des filaments de tissu conjonctif, et l'on s'expliquerait bien pourquoi elles survivent aux cellules nerveuses dans les cas d'atrophie de ces dernières; dans le second cas, on pourrait se demander si ce ne sont pas les extrémités ultimes des ramifications des pôles des cellules nerveuses. Il s'agit là d'une question très-difficile à résoudre. Il me paraît bien vraisemblable que cette matière n'est pas absolument semblable à celle qui constitue les cellules nerveuses, car sous l'influence des substances colorantes, telles que le carmin ou la fuchsine, elle ne se teint pas complétement de même. On serait donc porté à refuser toute activité nerveuse à cette matière. Mais, d'un autre côté, il est certain, ainsi que Wagner le dit, que certains prolongements paraissent se terminer dans la matière granuleuse amorphe de la moelle épinière. Ce sont surtout les prolongements très-ramifiés, dont les derniers ramuscules, de plus en plus grêles, iraient se terminer dans cette matière: les prolongements servant de commissures inter-cellulaires ou se continuant avec les filaments axiles des fibres nerveuses seraient indivis ou du moins très-peu ramifiés. Il y aurait là un argument très-important en faveur de l'opinion qui considère cette matière comme de nature nerveuse. Il faut dire pourtant que cet

argument ne peut avoir qu'une bien faible valeur aux yeux de certains auteurs, lesquels assurent avoir suivi quelques-uns de ces prolongements jusqu'aux corpuscules étoilés qui font incontestablement partie des éléments de tissu conjonctif.

En présence de ces données peu concluantes, nous ne pouvons rien affirmer sur la nature de la matière amorphe granuleuse de la moelle épinière. Toutefois, si nous considérons qu'elle contient des noyaux dont quelques-uns se rapprochent beaucoup, par tous leurs caractères, de ceux des cellules nerveuses, qu'elle a un aspect spécial qui diffère de tout ce que nous reconnaissons ailleurs comme appartenant au tissu conjonctif, et enfin qu'elle devient très-abondante dans certaines régions des centres nerveux dont les fonctions sont très-actives et où les cellules nerveuses ne sont pas notablement plus nombreuses qu'ailleurs, par exemple, dans la couche corticale des hémisphères cérébraux et du cervelet, nous sommes conduits à penser que cette matière peut bien, malgré les différences qui la distinguent de celle des neurocytes, être aussi de nature nerveuse.

c. La substance grise renferme encore des fibres nerveuses. Parmi ces fibres, les unes sont complètes, c'est-à-dire pourvues d'une gaîne médullaire et probablement d'une gaîne de Schwann très-délicate; elles sont très-grêles et proviennent des faisceaux blancs corticaux, ou bien sont les prolongements des fibres des racines nerveuses : les autres sont réduites au filament axile et sont sans doute les terminaisons des précédentes; il s'y mêle d'ailleurs un grand nombre de prolongements des cellules nerveuses.

d. Enfin, la substance médullaire centrale de la moelle

épinière renferme des vaisseaux et du tissu conjonctif. Je viens de dire que pour beaucoup d'auteurs, toute la matière amorphe granuleuse de la substance grise appartiendrait au tissu conjonctif. J'ai dit aussi quels doutes on pouvait conserver sur l'exactitude de cette interprétation. Toutefois, on peut considérer les corpuscules étoilés de cette matière comme de vrais éléments de tissu conjonctif ; et, d'autre part, il y a des fibrilles dont quelques-unes sont manifestement reliées à ces corpuscules et qui rentrent vraisemblablement dans la classe de ces éléments.

Tels sont les divers éléments qui constituent la substance grise de la moelle épinière.

Cette substance occupe, d'une façon continue, toute la longueur de la moelle, depuis le *filum terminale* jusqu'à l'isthme de l'encéphale.

La substance grise d'un côté est reliée à celle de l'autre côté par la commissure grise, à laquelle aboutit le sillon médian postérieur. En avant de la commissure grise, se trouve l'ouverture du canal central de la moelle, revêtu par l'épendyme, lequel tapisse également les ventricules du cerveau. Cette membrane conjonctive, dense, supporte un épithélium conique, peut-être vibratile. Chez l'Homme, la difficulté qu'on éprouve quelquefois à voir le canal central est due à l'hypertrophie de l'épendyme qui vient l'obturer ; mais chez les autres Mammifères, il est toujours bien ouvert et extrêmement facile à étudier. Sa forme est variable ; il est tantôt arrondi, tantôt un peu aplati de la face dorsale à la face ventrale ; tantôt enfin, sur une coupe transversale, il présente une figure un peu cordiforme.

En avant du canal, se trouve la commissure blanche,

formée manifestement par des fibres nerveuses complètes, entre-croisées d'un côté à l'autre. Ces fibres viennent, en grande partie, des cornes antérieures de la substance grise, mais ne paraissent pas toutefois y prendre réellement origine; quelques-unes émanent visiblement des parties antéro-latérales des faisceaux latéraux, d'autres en proviennent peut-être aussi par un trajet moins direct. Certaines de ces fibres se détachent, d'une façon bien nette, des faisceaux antérieurs eux-mêmes, non pas de toute l'étendue de ces faisceaux, mais seulement de leur partie externe. Enfin quelques fibres proviennent peut-être des racines antérieures des nerfs. Quant aux relations de la commissure antérieure avec d'autres parties de la moelle, avec les cornes postérieures ou avec les racines postérieures des nerfs, je ne nie pas leur réalité, mais je doute de leur constance et, par suite, de leur importance. Un grand nombre des fibres qui concourent à former la commissure antérieure, s'entre-croisent d'un côté à l'autre, sur la ligne médiane.

Comment a-t-on pu nier l'existence de la commissure antérieure? Je ne m'explique pas comment on a pu prétendre qu'il n'y a là qu'un tissu conjonctif faisant suite à celui qui se trouve dans le sillon antérieur de la moelle. Je le répète : la commissure est formée de fibres nerveuses complètes et par conséquent très-faciles à reconnaître, de telle sorte qu'il n'y a aucune confusion possible entre ces éléments et ceux du tissu conjonctif qui tapisse le fond du sillon.

La substance grise forme deux bandes épaisses occupant la partie centrale des deux moitiés de la moelle: ces bandes offrent, sur une coupe perpendiculaire à l'axe longitudinal, une configuration réniforme, et ont leurs bords internes et

convexes réunis par une barre transversale, constituée par les deux commissures, la grise et la blanche, accolées l'une à l'autre. Pour faciliter l'étude de cette partie de la moelle, on a établi une limite de convention qui sépare les parties antérieures d'avec les parties postérieures. La limite est une ligne imaginaire, transversale, passant, sur les coupes perpendiculaires à l'axe, à travers le canal de la moelle, et se prolongeant jusqu'aux bords externes de la substance grise.

Aux deux extrémités de cette ligne, la substance grise présente un amas cellulaire particulier, désigné par M. Lockhart Clarke sous le nom de *tractus intermédio-latéral*. Ce tractus consiste en cellules rondes, ovales, fusiformes ou triangulaires, plus petites et de dimensions plus uniformes que celles des parties antérieures.

Les parties qui s'étendent en avant de la ligne de démarcation sont les *deux cornes antérieures ;* celles qui se voient en arrière sont les *deux cornes postérieures*. Nous allons étudier successivement ces deux parties de la substance grise.

Cornes postérieures. — M. Lockhart Clarke distingue dans chaque corne postérieure deux portions: la tête et le cou.

La *tête* (*caput cornu posterioris*), ou partie la plus postérieure de la corne, est constituée par un tissu d'aspect plus mou, un peu gélatiniforme. Elle a reçu le nom de *substance gélatineuse* de Rolando. Elle est composée de cellules et de fibres nerveuses, de vaisseaux et de tissu conjonctif. Les cellules nerveuses s'y trouvent dans toutes leurs variétés ; mais elles ne sont pas en nombre considérable. Les plus petites ont le volume des globules du sang; les plus larges, peu nombreuses relativement aux petites, sont larges comme les cellules des cornes antérieures et se rencontrent près du bord de la substance. La

partie la plus profonde de la tête de la corne est constituée par les mêmes éléments; mais elle renferme, de plus, des faisceaux nombreux de fibres nerveuses et les cellules y sont d'assez grandes dimensions. Pour plusieurs auteurs, les petites cellules de la substance de Rolando ne seraient pas des éléments nerveux: ce seraient des éléments de tissu conjonctif. On doit reconnaître, en tout cas, que ces cellules diffèrent beaucoup, sous tous les rapports, des neurocytes des cornes antérieures.

Le *cou* de chaque corne postérieure (*cervix cornu posterioris*), dans sa moitié interne, est occupé par une colonne remarquable et importante de cellules qui sont en connexion intime avec les racines postérieures; ce sont les *colonnes vésiculaires postérieures* (Lockhart Clarke). Elles existent dans toute l'étendue de la moelle et sont plus considérables dans le tiers supérieur du renflement dorso-lombaire. Une certaine quantité de cellules de ces colonnes sont larges; chez l'Homme, la plus grande partie est composée de petites cellules. Dans sa moitié externe, le *cou* est formé par des cellules disséminées et est traversé par un nombre variable de fibres longitudinales.

Cornes antérieures. — Les cornes antérieures ne présentent de remarquable que la grande dimension de leurs cellules. Les plus larges occupent la moitié externe de la corne; leur forme est variable; elles possèdent plusieurs prolongements. La corne antérieure présente, en outre, de nombreuses fibres longitudinales et des fibres nerveuses transversales. Quelquefois on désigne la substance des cornes antérieures sous le nom de *substance spongieuse*.

Les dimensions relatives des deux substances, blanche et grise, de la moelle épinière, varient suivant le point où l'on

examine la moelle. La substance grise surtout grossit beaucoup au niveau des renflements; l'épaisseur de la substance blanche augmente également au même niveau, mais d'une façon moins notable.

Nous connaissons maintenant les différentes parties constituantes de la moelle épinière et leur position dans cet organe. Nous connaissons tous les matériaux qui entrent dans la construction de la moelle; nous devons à présent examiner rapidement leur mode d'arrangement réciproque, leurs rapports, en un mot la texture de la moelle épinière.

1° *Relations des cellules entre elles.* — Les cellules de la substance grise ont assurément des relations entre elles, mais la manière dont ces relations ont lieu, n'est encore qu'imparfaitement connue. Rudolph Wagner, le premier, en 1852, a signalé les communications qui seraient établies entre les cellules nerveuses, au moyen de la rencontre et de la fusion de certains de leurs prolongements polaires. M. Gratiolet, un peu plus tard, en 1854, observa et décrivit ces mêmes communications. Depuis, elles ont été étudiées par un grand nombre d'histologistes. Pour quelques-uns d'entre eux, et, entre autres, pour M. Jacubowitsch et pour M. de Lenhossek, les cellules nerveuses de chaque corne seraient en rapport les unes avec les autres au moyen de leurs prolongements, dans toute la longueur de la moelle. De plus, elles communiqueraient d'une corne à l'autre de la même façon, et enfin, des prolongements serviraient de commissures entre les cellules des deux moitiés de la moelle. Il en résulterait, surtout pour ces derniers auteurs, que les cellules nerveuses de la substance

grise formeraient un vaste plexus étendu depuis le *filum terminale* jusqu'au bulbe rachidien.

On conçoit, d'après ce que j'ai déjà dit, que ces vues sur la texture de la substance grise de la moelle épinière sont purement hypothétiques. Les anatomistes les plus hardis dans leurs assertions n'ont certainement constaté par eux-mêmes qu'un bien petit nombre de communications évidentes entre les cellules de la moelle, même entre celles qui sont tout à fait voisines, et l'on peut dire que, s'ils ont aperçu des prolongements unissant une cellule d'une corne de la moelle à une cellule d'une autre corne, ces heureuses observations ont été tout à fait exceptionnelles. Il faut donc bien se garder d'admettre des généralisations aussi prématurées comme point de départ de théories physiologiques.

On s'est appuyé, pour montrer que des communications existent entre les cellules des deux moitiés de la moelle épinière, non-seulement sur les résultats de l'étude de la moelle épinière chez les Vertébrés supérieurs, mais encore sur ceux que l'on a obtenus en étudiant les Vertébrés inférieurs, et, en particulier, les Poissons.

Ainsi, M. Owsjannikow a indiqué ces communications chez la Lamproie, le Saumon, la Lotte, animaux sur lesquels d'autres élèves de M. Bidder les ont également constatées. J'ajouterai que moi-même j'ai vu, dans la moelle épinière de la Lamproie, des prolongements de cellules franchir la ligne médiane, et passer ainsi d'une moitié dans l'autre de l'organe. Mais je n'ai pas réussi à suivre ces prolongements jusqu'aux cellules de la moitié opposée à celle dans laquelle se trouvaient les cellules d'où elles partaient. J'ai toujours vu les prolongements, un peu au delà de la ligne

médiane se diviser en deux branches de bifurcation, lesquelles s'écartaient presque aussitôt et paraissaient prendre une direction longitudinale, souvent en sens inverse l'une de l'autre, après s'être parfois divisées encore une fois.

Si l'on est autorisé à émettre des inductions fondées sur la physiologie et sur l'anatomie comparée, on pourrait dire que les relations inter-cellulaires, à supposer qu'elles soient telles qu'on les suppose, doivent être distribuées de telle sorte qu'elles puissent associer, en groupes distincts jusqu'à un certain point, les cellules des segments de la moelle qui correspondent à chaque paire de nerfs.

Voyons maintenant les relations des faisceaux blancs de la moelle avec la substance grise.

2° *Relations des faisceaux.* — Les faisceaux blancs qui constituent la substance blanche de la moelle épinière sont composés, comme nous l'avons indiqué déjà, par des fibres longitudinales et par des fibres transversales.

Les faisceaux occupent toute la hauteur de la moelle. Ils commencent avec le *filum terminale,* mais ne consistent alors qu'en tractus blancs longitudinaux qui laissent apercevoir la substance grise dans leurs intervalles. Ils sont déjà réunis en écorce continue au-dessous du renflement lombaire, dans le cône médullaire qui précède le *filum terminale.* Après avoir entouré la substance grise dans toute la longueur de la moelle, ils vont se terminer, les uns dans le bulbe rachidien et la protubérance, les autres, dans diverses parties de l'encéphale, après avoir traversé, soit les pédoncules cérébraux, soit les pédoncules du cervelet.

Les fibres longitudinales forment la plus grande partie des faisceaux de la moelle : elles sont parallèles entre elles et ne s'entrecroisent pas. Les fibres perpendiculaires à l'axe

se trouvent, d'après M. Kölliker, 1° dans les parties des faisceaux latéraux qui sont voisines des cornes ; 2° dans la commissure antérieure ; 3° dans les régions où les racines spinales pénètrent au sein de la moelle. On voit aussi, dans les faisceaux postérieurs, des fibres réunies ordinairement en petits fascicules, et qui paraissent partir de points plus ou moins profonds des faisceaux pour aller pénétrer dans les cornes postérieures de la substance grise.

a. *Faisceaux blancs antéro-latéraux.* — Les faisceaux antéro-latéraux paraissent, au premier abord, constitués par des fibres nerveuses s'étendant d'une extrémité de la moelle épinière à l'autre. Mais une étude plus approfondie empêche d'adopter cette manière de voir, d'une façon absolue. Il y a bien des fibres qui suivent ainsi toute la longueur de la moelle épinière et vont même jusque dans l'encéphale, mais elles sont relativement en petit nombre. Des faits d'anatomie pathologique, sur lesquels j'appellerai plus tard votre attention, montrent qu'une portion des faisceaux antéro-latéraux, celle qui est la plus rapprochée des faisceaux postérieurs, vient de certaines parties de l'encéphale, entre autres des corps striés, par l'intermédiaire des pyramides antérieures ; mais cette portion des cordons antéro-latéraux n'en forme tout au plus que le tiers.

Or, il est probable que les autres fibres des faisceaux antéro-latéraux ne parcourent qu'une partie plus ou moins étendue de la longueur de la moelle. Lorsqu'on fait des coupes transversales de cet organe, on reconnaît, au milieu des fibres longitudinales, des fibres transversales, et sur les coupes parallèles à l'axe, on distingue, outre ces mêmes fibres transversales, des fibres obliques qui émanent d'un point variable de l'épaisseur des faisceaux, pour se rendre

à la substance grise, soit immédiatement, soit après s'être entrecroisées dans les commissures. On arrive facilement à se convaincre que ces fibres transversales et obliques ne sont pas autre chose que les prolongements des fibres longitudinales qui, à des hauteurs diverses, changent de direction et se portent vers la substance grise. Il est probable que la plupart des fibres des faisceaux longitudinaux les abandonnent ainsi successivement. Peut-être, du côté des régions supérieures de la moelle épinière, ces fibres naissent-elles aussi successivement de la substance grise; et s'il en est ainsi, le plus grand nombre de ces fibres pourraient être regardées comme formant, en s'enfonçant par leurs deux extrémités dans la substance grise, des commissures longitudinales servant à relier les unes aux autres des régions plus ou moins distantes de cette substance. C'est ainsi que Todd et Schröder van der Kolk les ont considérées. Le reste des fibres longitudinales auraient pour rôle d'établir des communications directes entre l'encéphale et les diverses parties de la moelle. Toujours est-il que les lésions de l'encéphale, semblables à celles qui déterminent l'atrophie des parties des cordons antéro-latéraux dont nous parlions tout à l'heure, n'ont aucune influence sur les autres parties de ces cordons.

b. *Faisceaux blancs postérieurs.* — Schröder van der Kolk avait d'abord pensé, comme on l'avait admis d'ailleurs déjà avant lui, que les faisceaux blancs postérieurs étaient formés par les racines postérieures. Pour lui, une partie seulement des racines postérieures entrait dans la constitution des faisceaux postérieurs. Les autres fibres des racines postérieures pénétraient directement dans la substance grise et allaient se mettre en rapport avec les cellules des

cornes antérieures, pour servir aux actions réflexes. Il a depuis abandonné cette manière de voir, qui avait été cependant adoptée par plusieurs anatomistes et physiologistes, et dont Marshall Hall croyait avoir démontré l'exactitude par ses expériences.

Aujourd'hui encore, certains anatomistes admettent que les faisceaux postérieurs sont constitués par les racines postérieures, au moins en grande partie. Dans un travail récent, M. Deen les considère même comme formés exclusivement par ces racines. Il ajoute, du reste, qu'une partie des fibres de ces racines postérieures ainsi réunies en faisceaux se détachent successivement de la partie la plus profonde de ces faisceaux, pour plonger dans la substance grise.

Todd a considéré les choses autrement, et plusieurs anatomistes ont été conduits par leurs propres recherches à la même manière de voir. Pour Todd, les faisceaux postérieurs sont composés de fibres commissurales longitudinales. M. Gratiolet a insisté davantage sur ce point. D'après lui, ces faisceaux établissent des communications entre diverses hauteurs des cornes postérieures ; partant d'un point de ces cornes, ils vont se terminer dans un autre point situé au-dessus ; mais, de plus, ils lui semblent renaître à mesure qu'ils s'épuisent, et former, par la série de leurs extrémités supérieures atténuées, les cordons grêles médians postérieurs.

L'opinion de Todd a été également adoptée par un grand nombre d'histologistes, entre lesquels je citerai MM. Bidder, Stilling et Schröder van der Kolk lui-même, dans ses derniers travaux. C'est à cette interprétation qu'était arrivé de son côté Van Deen, guidé par les résultats de ses expériences sur la moelle épinière.

D'après mes observations, je crois également la vue de Todd exacte, au moins en grande partie, pour ce qui concerne les faisceaux postérieurs.

Il est certain d'abord que les faisceaux postérieurs ne montent pas au delà du bulbe rachidien et de la protubérance. Aucune lésion des corps striés, des couches optiques, des hémisphères cérébraux ou du cervelet, ne détermine l'atrophie consécutive de ces faisceaux. C'est donc bien hors de ces parties qu'ils ont leurs foyers trophiques. Mais tout en ayant leurs centres de nutrition hors de l'encéphale, dans la moelle épinière, ils pourraient cependant se prolonger jusqu'à l'encéphale. Ce qui montre qu'il n'en est pas ainsi, c'est que, lorsque les faisceaux postérieurs sont entièrement atrophiés, à la région dorsale, chez l'Homme, dans les cas de sclérose de ces faisceaux, jamais l'altération ne monte au delà des cordons qui bordent le *calamus scriptorius* : c'est là qu'elle se termine et s'épuise. Or, dans des cas semblables, ces fibres, par suite de l'altération qui les a envahies, peuvent être regardées comme séparées de leurs centres de nutrition ; et, par tout ce qu'on sait de la marche de l'altération atrophique dans ces conditions, cette altération doit se propager jusqu'aux extrémités des fibres ainsi interrompues. On devrait donc, dans ces cas, si les faisceaux postérieurs se prolongeaient bien jusqu'à l'encéphale, suivre l'altération jusque-là. Et comme, au contraire, elle s'arrête toujours, ainsi que je l'ai dit, au niveau du bulbe rachidien et des bords du *calamus scriptorius*, on peut affirmer que les cordons postérieurs, par eux-mêmes, ne vont pas plus loin. Si une partie des faisceaux postérieurs se prolonge dans le bulbe rachidien et la protubérance, ce

ne peut être que la portion tout à fait supérieure (chez l'Homme), de ces faisceaux, portion formée de fibres nées dans la région cervicale de la moelle, et qui ne sont point en continuité avec celles des faisceaux postérieurs de la région dorsale.

J'ai dit que lorsque l'altération atrophique des faisceaux postérieurs occupe la région dorsale, elle s'arrête sur les bords du *calamus scriptorius.* J'ajoute même que, dans un grand nombre de cas, l'altération qui occupe, au niveau de la région dorsale, toute l'épaisseur des faisceaux postérieurs, est bornée, dans la région cervicale, à une petite partie de ces faisceaux, tantôt seulement aux cordons grêles postérieurs, tantôt en même temps à ces cordons et à une petite bande située à la partie externe de chaque faisceau postérieur, au niveau de la ligne d'implantation des racines postérieures. Les faisceaux postérieurs s'atténuent donc de bas en haut, chez l'Homme, et, suivant toute vraisemblance, d'arrière en avant chez les autres Mammifères.

Enfin, j'ai observé, dans deux cas, une particularité qui était peut-être due à des circonstances spéciales, mais qui, dans le cas contraire, parlerait très-fortement en faveur de l'opinion de Todd. Dans ces cas, sous l'influence d'une méningite chronique spinale, bornée à une partie très-peu étendue de la pie-mère de la face postérieure de la moelle, il y avait une atrophie des cordons postérieurs, très-complète au niveau de la lésion de la pie-mère, c'est-à-dire vers le milieu de la région dorsale : cette atrophie, qui s'étendait très-loin de bas en haut, se prolongeait aussi de haut en bas, mais jusqu'à une distance bien moins grande, et s'atténuait progressivement dans les deux sens. Du reste, même alors que les choses se passeraient constamment

comme le pense M. Ludwig Türk, c'est-à-dire alors que l'atrophie se propagerait exclusivement de bas en haut chez l'Homme, il est clair qu'il n'y aurait là matière à aucune objection contre l'opinion de Todd, si l'on suppose que toutes les fibres des faisceaux postérieurs ont leurs centres nutritifs au niveau de leur extrémité inférieure.

En résumé, on ne peut guère douter, à mon avis, que les faisceaux postérieurs ne soient composés en grande partie de fibres commissurales plus ou moins longues, servant à faire communiquer entre elles des régions de la moelle, plus ou moins éloignées les unes des autres. Mais, d'autre part, ces faisceaux commissuraux ont leur volume accru par l'adjonction des fibres provenant des racines postérieures, fibres dont quelques-unes traversent directement ces faisceaux pour se rendre à la substance grise, et dont les autres suivent au milieu d'eux un certain trajet ascendant ou descendant, avant de pénétrer dans cette même substance.

3° *Relations des racines.* — Quels sont les rapports que contractent les racines des nerfs rachidiens avec les différentes parties de la moelle?

De très-nombreux travaux ont été entrepris pour arriver à résoudre ce problème. Je n'ai pas l'intention de vous en présenter l'analyse : cela m'entraînerait beaucoup trop loin et serait sans grand profit. Les difficultés considérables de cette étude ont engendré bien des divergences dans les résultats exposés par les divers auteurs. J'ajoute, ce qu'il ne faut jamais perdre de vue, que la plupart d'entre eux ne s'en sont pas tenus à ce qu'ils distinguaient d'une façon nette, évidente. L'impulsion presque irrésistible de l'idée préconçue les a conduits à voir réalisées dans la structure de la moelle, les dispositions qu'ils avaient

imaginées, en se fondant sur la physiologie de cet organe. Aussi, que de faits affirmés un jour, et réfutés ou niés le lendemain!

A priori, on conçoit trois modes fondamentaux possibles pour les relations des fibres des racines des nerfs avec la moelle épinière. Ou bien ces fibres, unies ou non aux faisceaux corticaux de la moelle, se prolongeront sans discontinuité jusqu'à l'encéphale; ou bien elles pénétreront plus ou moins directement dans la substance grise et s'y termineront; ou bien enfin elles offriront une disposition mixte, un certain nombre de fibres montant jusque dans l'encéphale. Eh bien, trois opinions principales ont été émises, qui correspondent à ces trois combinaisons. J'ai à peine besoin de dire que ces opinions ne sont pas toujours absolument tranchées et qu'elles admettent des variantes. Les auteurs qui ont peut-être été les plus systématiques dans leurs assertions, sont R. Wagner et Schröder van der Kolk. Ils ont imaginé une structure vraisemblable et qui n'est pas en opposition flagrante avec les faits physiologiques que l'on connaissait au moment de la publication de leurs travaux. Mais il ne suffit pas qu'une théorie soit habilement construite pour qu'elle soit solide; il faut encore qu'elle s'appuie sur des bases inébranlables. Or, quel est l'anatomiste, versé dans les études histologiques, qui admettra jamais que ces auteurs, avec les moyens dont ils disposaient et qui étaient à peu près les mêmes que ceux que nous employons aujourd'hui, aient pu suivre les fibres des racines partout où ils décrivent leur trajet et jusqu'aux points où ils les font se terminer? Prenons leur manière de voir pour ce qu'elle vaut, c'est-à-dire pour une hypothèse ingénieuse qui attend encore complétement sa démonstration.

Forcé de choisir entre les différents travaux dans lesquels on a cherché à découvrir les relations des racines des nerfs rachidiens, je vous dirai quelques mots des résultats obtenus par M. Lockhart Clarke, dont les recherches sur la structure de la moelle sont à la fois les plus récentes et les plus complètes.

a. *Relations des racines antérieures.* — Tous les anatomistes sont aujourd'hui d'accord pour admettre que les fibres des racines antérieures pénètrent toutes dans la substance grise par un trajet presque direct. Certaines fibres iraient aussitôt se mettre en rapport avec les cellules des cornes antérieures correspondantes. D'autres fibres traverseraient, soit la commissure antérieure, soit la commissure postérieure, pour aller se rendre du côté opposé dans la substance grise, et s'entrecroiseraient ainsi d'un côté à l'autre sur la ligne médiane. D'autres fibres remonteraient ou descendraient dans les faisceaux latéraux, mais se reporteraient ensuite dans la substance grise. Enfin, d'après M. Dean, il y aurait des fibres originaires des racines antérieures, lesquelles seraient en continuité directe avec les fibres des racines postérieures du même côté. On voit donc qu'à l'exception de ces dernières fibres des racines antérieures, dont l'existence est d'ailleurs bien douteuse, toutes les autres iraient immédiatement, ou après un trajet plus ou moins long dans les faisceaux antéro-latéraux, se terminer dans la substance grise de la moelle épinière.

b. *Relations des racines postérieures.* — Les relations des racines postérieures sont beaucoup plus compliquées que celles des racines antérieures. Nous continuons d'exposer les idées de M. Lockhart Clarke.

D'après cet anatomiste, chaque racine postérieure, chez

l'Homme, se divise en trois faisceaux secondaires ou fascicules.

Un de ces fascicules est composé entièrement de fibres horizontales. Il se porte directement en avant, atteint les cornes antérieures: là il s'infléchit ordinairement de haut en bas pour prendre un trajet plus ou moins vertical, et il envoie, de distance en distance, des fibres qui se dirigent d'arrière en avant dans la substance grise antérieure. De ces fibres, les unes se continuent avec celles des racines antérieures; d'autres se courbent en anses pour revenir en arrière et rentrent quelquefois dans la racine postérieure dont elles proviennent; les autres se joignent aux faisceaux antérieurs et latéraux, suivent une marche ascendante ou descendante, et l'on en voit quelques-unes qui rentrent dans la substance grise, pour en sortir de nouveau et gagner encore une fois les faisceaux blancs, au milieu desquels on les perd.

Le deuxième fascicule est formé de fibres qui traversent les faisceaux postérieurs plus ou moins transversalement, et se portent en avant : de ces fibres, les unes vont aux deux commissures et passent ainsi dans l'autre moitié de la substance grise en s'entrecroisant avec les fibres homologues du côté opposé; les autres restent dans le côté correspondant, et, parmi elles, les unes se mettent en rapport avec les cellules de la corne postérieure, d'autres atteignent les cellules de la corne antérieure entre lesquelles elles forment des plexus, d'autres enfin vont rejoindre les faisceaux latéraux et postérieurs, après avoir traversé diverses parties de la substance grise.

Enfin, le troisième fascicule est constitué principalement par des fibres qui entrent dans les faisceaux postérieurs

plus ou moins transversalement, mais qui prennent ensuite une marche oblique dans ces faisceaux, principalement de bas en haut, et, pour la plupart, atteignent la substance grise à des points plus ou moins éloignés de leur origine, suivant l'obliquité de leur direction. Quelques-unes deviennent longitudinales comme les fibres des faisceaux postérieurs, au milieu desquels on les perd, sans pouvoir, par conséquent, savoir si elles continuent leur trajet jusqu'à l'encéphale, ou si, en définitive, elles viennent se terminer dans la substance grise de la moelle.

La critique générale que j'ai faite des travaux publiés sur la structure de la moelle épinière me paraît s'appliquer aux recherches que je viens d'analyser en quelques mots. J'y vois encore une somme considérable de laborieux efforts, dépensée pour obtenir un très-petit nombre de résultats incontestables. Comme je l'ai dit, relativement aux fibres des racines antérieures, il y a aujourd'hui un accord presque unanime entre les anatomistes, au moins pour ce qui concerne la première partie de leur trajet dans la moelle. Rien n'est plus facile que de les suivre de leur point d'origine apparente jusque dans la substance grise, vers laquelle elles se portent directement, par un trajet perpendiculaire à l'axe longitudinal de la moelle. Mais, arrivées dans la substance grise, où vont-elles? Ici commencent les difficultés. Ces fibres vont-elles toutes se terminer au niveau des groupes de cellules situés dans les cornes antérieures, soit en se mettant en rapport avec les pôles de ces cellules, soit par des extrémités libres? Gagnent-elles de nouveau les faisceaux antéro-latéraux après avoir traversé cette substance? En est-il qui s'entre-

croisent au niveau de la commissure? Les réponses faites à ces questions ne sauraient nous satisfaire complétement, car elles affirment des faits qui sont, pour la plupart, bien loin d'être hors de doute.

Et les racines postérieures? Quelle confiance pouvons-nous avoir dans les descriptions qu'on donne de leurs relations? Si l'on cherchait un exemple propre à faire voir la justesse de ce que je disais tout à l'heure sur l'influence des idées préconçues, on ne pourrait certes pas en trouver de meilleur. Pour le mécanisme de la sensibilité, l'existence de fibres allant directement des racines postérieures jusqu'à l'encéphale semblait nécessaire ; on a *vu* des fibres montant directement dans les faisceaux postérieurs, et il a paru probable qu'elles allaient jusqu'au cerveau. D'autre part, pour les actions réflexes, il ne pouvait manquer d'y avoir des relations entre les fibres des racines postérieures et celles des racines antérieures : on a *vu* des fibres des racines sensitives allant se rendre à des prolongements des cellules des cornes antérieures, cellules qui se trouvaient en rapport par d'autres prolongements polaires avec les fibres des racines antérieures. Mais surviennent des expériences physiologiques, qui semblent démontrer que les impressions, au lieu de se diriger entièrement de bas en haut, lorsqu'elles arrivent à la moelle, se propagent, au moins en partie, de haut en bas durant un certain trajet, avant de reprendre leur route de bas en haut (nos désignations de direction s'appliquent à l'Homme): presque aussitôt les racines postérieures, qui ne se composaient, pour la plupart des anatomistes, que de fibres ascendantes, acquièrent des fibres descendantes qui désormais sont *vues* par tout le monde. Enfin d'autres faits expérimentaux

paraissent prouver qu'il y a entrecroisement des éléments conducteurs des sensations dans la moelle; un entrecroisement, jusque-là inaperçu, se développe dans la moelle et se trouve maintenant *constaté* sans trop de peine. Mais me direz-vous, si demain on venait prouver d'une manière péremptoire, par des expériences décisives, que la transmission des impressions n'est pas croisée, qu'arriverait-il? Ce qui arriverait! ce n'est pas difficile à prévoir. L'entrecroisement des fibres sensitives disparaîtrait et l'on s'étonnerait de ce qu'on ait pu croire à son existence.

En somme, que savons-nous de positif sur l'origine réelle des racines postérieures? Rien, ou presque rien. Ce qu'on dit des relations des fibres de ces racines avec les cellules des cornes postérieures est probable, mais ce n'est pas prouvé. Les relations que l'on admet entre ces fibres et les cellules des cornes antérieures sont tout à fait douteuses, et celles que l'on a décrites entre ces fibres et les fibres des racines antérieures sont tout à fait invraisemblables. S'il était démontré que des fibres des racines postérieures traversent toute la moelle pour se rendre dans les racines antérieures correspondantes, on pourrait encore se demander si ces fibres, après un court trajet dans ces racines, ne rebroussent pas chemin pour rentrer dans la substance grise de la moelle épinière. Il n'est pas jusqu'aux relations des fibres des racines postérieures avec les faisceaux postérieurs qui ne soient très-douteuses, au moins telles que les indiquent certains auteurs. Comment supposer que les faisceaux postérieurs soient, en grande partie, formés par les racines postérieures, lorsque nous voyons la section transversale complète des faisceaux postérieurs augmenter la sensibilité des parties qui reçoivent leurs nerfs de la

portion de la moelle située en arrière de la section ?
Je sais bien que l'on admet que les fibres des racines se détachent successivement des parties profondes des faisceaux postérieurs pour entrer dans la substance grise, et par là, on échappe à l'objection que je viens de faire. Mais que dire de ces faits de sclérose complète des cordons postérieurs avec atrophie de toutes ou de presque toutes les fibres de ces cordons, chez des malades qui offraient une sensibilité cutanée à peu près intacte ? Comment expliquer cette conservation de la sensibilité si les fibres des racines postérieures formaient une grande partie des faisceaux et avaient participé par conséquent à l'atrophie de ces cordons ? Des faits de ce genre, qui sont des expériences toutes faites et admirablement faites, nous permettent d'affirmer en toute assurance que les racines postérieures n'ont que des relations très-incomplètes avec les faisceaux postérieurs. On voit d'ailleurs très-nettement sur les tranches minces de la moelle épinière qu'une partie assez considérable de chaque radicule postérieure pénètre dans la partie profonde des faisceaux postérieurs, en entremêlant ses fibres à celles de ces faisceaux ; le reste de la racine postérieure, c'est-à-dire la partie la plus externe, pénètre directement dans la corne postérieure. Les fibres de la racine, qui pénètrent dans le faisceau postérieur, y suivent, pour la plupart, une marche oblique, généralement ascendante; elles ne paraissent pas quitter la région externe du faisceau et s'enfoncent probablement, après un court trajet, dans la substance grise. Lorsqu'on a coupé la racine postérieure d'un nerf, entre le ganglion et la moelle épinière, et qu'on examine cette racine plusieurs jours après l'opération, on ne peut suivre les fibres atrophiées de la racine, dans le faisceau postérieur

correspondant, que jusqu'à une petite distance du point où elle s'implante dans ce faisceau, et seulement dans une direction ascendante (Waller).

Ce sont les expériences physiologiques aussi, et non les résultats jusqu'ici incertains de l'histologie, qui nous autorisent à admettre l'existence de relations étroites entre les racines postérieures et la substance grise de la région de la moelle, correspondant au lieu d'implantation des racines antérieures. C'est du moins à cette manière de voir que nous conduit l'étude des actions réflexes.

Que nous sommes loin, en avouant ainsi tous nos doutes à l'égard des résultats histologiques jusqu'ici connus, des auteurs qui ont donné, avec des détails si précis, une description minutieuse des relations des faisceaux de la moelle et des racines des nerfs avec les éléments de la moelle !

Nous avons vu que les racines antérieures ou motrices se dirigent en grande partie vers les grandes cellules situées dans les cornes antérieures de la substance grise. Eh bien, d'après M. Jacubowitch, ces grandes cellules, généralement multipolaires, sont des *cellules motrices*. Elles donnent naissance à des pôles assez gros, lesquels deviendraient les filaments axiles des *tubes nerveux larges* ou *moteurs*.

Dans les cornes postérieures de l'axe gris de la moelle épinière se trouvent les *cellules nerveuses sensitives*. Elles sont plus petites que les précédentes, fusiformes, assez irrégulières, et donnent naissance aux filaments axiles de fibres plus petites, par leurs prolongements polaires, moins nombreux généralement que ceux des cellules motrices. Ces fibres constituent les *tubes nerveux minces* ou *sensitifs*.

Enfin, toujours d'après le même auteur, entre les cornes antérieures et les cornes postérieures, dans l'axe

gris de la moelle épinière, se trouvent les *cellules sympathiques*, à peu près aussi petites que les cellules sensitives, de forme ovale, et, en général, bipolaires. Elles seraient l'origine des *fibres des nerfs sympathiques*, dont l'ensemble se trouverait ainsi dépendant de l'axe cérébro-spinal (1).

J'ai à peine besoin de vous dire que cette classification des cellules n'a aucune base physiologique, et qu'elle est entièrement hypothétique. Appeler les cellules qui sont dans les cornes antérieures, cellules motrices, parce qu'elles paraissent être en rapport avec les fibres des racines antérieures; nommer cellules sensitives les cellules des cornes postérieures, à cause de leurs relations possibles avec les racines postérieures, il n'y a là rien que d'assez logique; mais considérer les caractères histologiques des cellules des cornes antérieures comme devant appartenir à toutes les cellules motrices, et par conséquent appeler de ce dernier nom toutes les cellules qui auront de l'analogie avec celles des cornes antérieures, c'est là une induction inadmissible. J'en dis tout autant des cellules des cornes postérieures. D'ailleurs on trouve dans les cornes postérieures toutes les variétés de cellules, en se plaçant au point de vue des caractères morphologiques. La fonction n'est pas nécessairement liée à la forme de l'élément anatomique.

Que penser, d'autre part, des cellules de la moelle que M. Jacubowitch nomme *cellules sympathiques?* Sur quoi

(1) D'après M. Owsjannikow, il y aurait quatre sortes de cellules nerveuses : 1° les cellules unipolaires, qui sont *organiques* ou *sympathiques;* 2° les cellules bipolaires, qui sont *sensitives;* 3° les cellules quadripolaires, *qui servent aux mouvements réflexes,* et 4° les cellules multipolaires, *dans lesquelles siége la volonté!*

se fonde-t-il pour leur donner cette dénomination. On peut affirmer que jusqu'ici il est absolument impossible de suivre les fibres nerveuses sympathiques depuis les ganglions jusque dans la moelle épinière. M. Jacubowitch ne l'a pas fait plus que les autres anatomistes; et, par conséquent, la manière dont il envisage ces cellules ne peut reposer sur aucune donnée positive.

Puisque nous avons commencé cet examen critique des opinions qui ont été émises sur les relations des divers éléments de la moelle les uns avec les autres, nous pourrons dire encore quelques mots d'une question que nous nous sommes déjà posée. Les fibres nerveuses sont-elles en rapport nécessaire avec les prolongements des cellules? Tous les prolongements des cellules sont-ils des commencements de fibres ou des commissures intercellulaires?

Wagner, M. Bidder, et nombre d'anatomistes après eux, ont prétendu que toutes les cellules communiquaient entre elles par certains de leurs pôles et que les autres pôles donnaient naissance à des fibres nerveuses. Pour ces auteurs, pas un prolongement polaire ne se terminerait librement, et toutes les fibres nerveuses aboutiraient à un pôle de cellule, qui deviendrait leur filament axile (1). Je vous ai dit

(1) Un calcul approximatif fondé sur la comparaison de quelques mensurations de l'épaisseur de tranches transversales minces de la moelle épinière de l'Homme, avec le dénombrement des vraies cellules nerveuses contenues dans ces tranches (j'en excepte les prétendues petites cellules nerveuses de la substance gélatineuse), me porte à penser que les cellules nerveuses de la moelle épinière de l'Homme ne sont pas aussi nombreuses qu'il le faudrait, d'après les hypothèses en question, pour fournir des prolongements à toutes les fibres des racines des nerfs, et aux fibres des faisceaux, qui se terminent ou naissent dans la moelle.

que Wagner, dans ces dernières années, était revenu à une opinion moins absolue, et qu'il paraissait tout près de regarder, comme une disposition rare, ce qu'il considérait auparavant comme une loi générale.

On ne peut pas, en tout cas, se refuser à admettre la possibilité de relations étroites entre un certain nombre de prolongements cellulaires et des fibres, soit des racines nerveuses, soit des faisceaux de la moelle, car on sait que des relations de ce genre existent ailleurs. M. Ch. Robin d'abord, puis R. Wagner, ont fait voir que les pôles des cellules bipolaires des ganglions spinaux des Poissons deviennent les filaments axiles de deux fibres nerveuses, que l'on peut considérer comme formant une seule fibre, qui serait interrompue, dans un point de sa longueur, par la présence d'une cellule ganglionnaire. Il est donc très-possible que des relations de ce genre existent dans la moelle épinière; mais dans quelle mesure? c'est ce qu'on ignore absolument (1).

M. Owsjannikow est allé plus loin, dans une thèse (1854), écho de l'école de M. Bidder. Il admet que les cellules quadripolaires de la moelle envoient un prolongement à l'encéphale ; un autre prolongement deviendrait une fibre sensitive, un troisième une fibre motrice, en-

(1) J'ai observé un fait d'anatomie pathologique qui aurait une grande valeur comme argument contre l'opinion de ceux qui admettent les relations anatomiques immédiates entre les cellules et les fibres des racines nerveuses, si nous n'avions pas démontré que le maintien de la structure normale des nerfs n'est pas aussi étroitement soumis aux centres nerveux qu'on l'avait supposé avant nos recherches. Voici, en quelques mots, ce fait. Chez une femme âgée d'une soixantaine d'années, et chez laquelle les muscles de la jambe et du pied du côté gauche étaient atteints d'atrophie graisseuse complète, datant probablement de l'enfance, les fibres ner-

fin, le quatrième pôle servirait à former des commissures entre les deux moitiés de la moelle. Quelquefois il y aurait un cinquème pôle, de destination indéterminée, l'auteur ne l'ayant vu qu'une seule fois communiquer avec un prolongement des cellules rondes qui occupent la région voisine du milieu de la moelle. M. Owsjannikow dit avoir constaté cette disposition dans la moelle épinière des Poissons; mais doit-on conclure qu'il en est de même chez les Vertébrés supérieurs? Déjà, chez les Poissons eux-mêmes, les choses ne paraissent pas aussi simples que les indique M. Owsjannikow. En ce qui concerne la moelle épinière de la Lamproie, que cet anatomiste a surtout étudiée d'une façon très-détaillée, il faut une bien grande bonne volonté pour retrouver ce qu'il a décrit. Quand on a étudié la moelle de ce Poisson sans parti pris, on reconnaît que les cellules sont bien loin d'être toutes semblables les unes aux autres. Un petit nombre seulement paraissent envoyer un prolongement polaire d'une moitié à l'autre de l'organe; ce prolongement se divise au delà de la ligne médiane, et je n'ai pas pu suivre les branches de division jusqu'à des cellules. Beaucoup de cellules paraissent avoir moins de quatre pôles; il en est qui en ont

veuses des nerfs musculaires, moins nombreuses que d'ordinaire, et d'un diamètre en général plus petit, offraient néanmoins tous les caractères de l'état normal, et il en était de même de celles des racines antérieures qui correspondaient à ces nerfs. Or, dans ce cas, le renflement dorso-lombaire présentait une asymétrie très-prononcée, la moitié gauche étant manifestement moins volumineuse que la moitié droite. Sur les coupes qu'il fit à ce niveau sur la moelle durcie par l'acide chromique, l'interne de mon service, M. Prévost, reconnut et me fit constater que les cellules de la corne antérieure du côté gauche avaient disparu, surtout dans la partie externe de cette corne, où l'on n'en retrouvait pas une seule.

davantage, jusqu'à six, huit et même dix. Quant aux relations des pôles avec les racines des nerfs, sans nier leur existence, je déclare qu'elles sont bien difficiles à constater. On ne voit même rien de bien net par rapport à ces pôles de cellules qui se dirigeraient vers l'encéphale. Enfin, entre les cellules voisines, contiguës, je n'ai pas pu distinguer de commissure. Je répète que ce n'est pas une dénégation que je formule ici : je veux simplement vous faire savoir que ces dispositions, si claires dans les descriptions et dans les figures schématiques, sont en réalité des plus difficiles à constater, et que ces descriptions et ces figures ne doivent être acceptées pour exactes que sous toutes réserves. Comment appliquerions-nous aux Vertébrés supérieurs des résultats aussi peu certains et obtenus chez les Poissons les moins élevés ?

M. Jacubowitch a émis une opinion à peu près semblable à celle de M. Owsjanikow, sur les relations des pôles des cellules de la moelle. Mais ce qui distingue surtout sa manière de voir, c'est qu'il admet que chaque racine postérieure ou antérieure est mixte dès son origine. Pour lui, chaque racine contient des fibres émanées des trois ordres de cellules qu'il a décrites. Mais cette manière de voir ne saurait résister à un examen sérieux, car la physiologie démontre que les racines antérieures ne contiennent pas de fibres sensitives directes (voy. Sensibilité récurrente), et que les racines postérieures ne renferment aucune fibre directement motrice.

Si nous récapitulons très-brièvement les notions que nous avons acquises sur la structure de la moelle épinière, nous voyons que cet organe est formé par une substance fon-

damentale, *substance grise,* qui occupe toute sa hauteur d'une façon continue. Mais, au point de vue physiologique, la substance grise peut être considérée comme discontinue, et comme formée par des segments distincts. Chaque segment est constitué par un groupe, un département, un canton de cellules plongées dans cette substance de structure particulière, qui est peut-être, comme nous l'avons dit, de la matière nerveuse diffuse. Les groupes cellulaires contigus communiquent entre eux par les prolongements des cellules, comme aussi, sans doute, par simple continuité de substance, et les groupes cellulaires de segments plus ou moins éloignés, communiquent entre eux par cette même continuité de substance, et par les fibres commissurales qui constituent une partie des faisceaux de l'écorce blanche de la moelle.

De plus, l'ensemble de ces groupes et chacun d'eux sont mis en rapport avec les diverses parties de l'encéphale de différentes manières: d'abord par continuité de substance, car la substance grise de la moelle communique, à sa partie supérieure, avec les premières formations cellulaires spéciales du bulbe, et, par leur intermédiaire, avec les autres régions de l'encéphale; ensuite au moyen de commissures extérieures, faisant partie des faisceaux antéro-latéraux.

Chaque segment comprend deux racines antérieures et deux racines postérieures, destinées à former une paire de nerfs rachidiens, et les segments d'où partent des nerfs composés d'un plus grand nombre de fibres nerveuses, sont plus volumineux, par suite du développement plus considérable de la substance grise ; ils deviennent des renflements. La substance blanche, dans ces points, est aussi épaisse qu'ailleurs, ce qui est dû en partie au passage d'un

grand nombre de fibres transversales (les fibres des racines) au travers des faisceaux longitudinaux.

Les Annelés possèdent, comme système nerveux central, un appareil ganglionnaire dont chaque ganglion est réuni à celui qui le précède et à celui qui le suit par des connectifs plus ou moins longs. La moelle épinière des Vertébrés ne serait autre chose qu'un appareil ganglionnaire tout à fait analogue, dont les connectifs seraient devenus indistincts par suite de la coalescence et de la fusion des ganglions.

Voilà ce que nous apprend l'anatomie au sujet de la moelle, nous verrons maintenant ce que nous enseigne la physiologie.

SEIZIÈME LEÇON.

12 juillet 1864.

PHYSIOLOGIE DE LA MOELLE ÉPINIÈRE.

Quels sont les effets de l'excitation des diverses parties de la moelle épinière? — Ch. Bell. — Bellingeri. — M. Flourens. — Magendie. — M. Calmeil. — M. Brown-Séquard. — M. Cl. Bernard. — M. Chauveau.

Lorsqu'on quitte le terrain de l'anatomie pour entrer dans le champ de la physiologie, il faut, comme nous l'avons dit, pour étudier les fonctions de la moelle épinière, se placer successivement à deux points de vue différents : la moelle, en effet doit être envisagée d'abord comme cordon conducteur, puis comme centre nerveux. D'une part, elle est la collection des éléments nerveux destinés à transmettre à l'encéphale les impressions sensitives et à en ramener les excitations motrices; et, d'autre part, elle est aussi un centre pour les mouvements réflexes. Nous suivrons, dans cette étude, l'ordre que nous venons d'indiquer, en considérant d'abord la moelle comme organe de transmission. Mais il faut avant tout

examiner une question préalable d'une grande importance: *Quels sont les effets des excitations sur les diverses parties de la moelle?* Rien ne paraît plus facile que de donner la solution d'un semblable problème. Il est facile de porter une excitation sur les divers faisceaux médullaires, et il semble, au premier abord, que tous les expérimentateurs ont dû arriver aux mêmes conclusions. Défions-nous en général de ces questions qui se présentent avec une telle simplicité apparente; ce sont elles qui ont encombré la science du plus grand nombre de notions contradictoires. Cependant, pour celle qui nous occupe, j'espère vous donner une solution que vous pourrez accepter comme certaine.

Ch. Bell avait constaté que l'excitation des faisceaux antérieurs et latéraux produisait des convulsions dans les muscles des régions situées en arrière du point excité, tandis que l'excitation des faisceaux postérieurs ne déterminait ordinairement aucun effet de ce genre. Il expérimentait sur un Lapin qu'il venait de sacrifier, et il observait des contractions musculaires, à la suite de l'excitation de la partie antérieure de la moelle, bien plus constamment que lorsqu'on excitait la partie postérieure. Magendie appliqua aux faisceaux de la moelle les résultats qu'il avait obtenus pour les racines, et il montra que l'excitation des faisceaux postérieurs produit surtout de la douleur, et que l'excitation des faisceaux antérieurs provoque principalement des contractions musculaires. Pour lui, les faisceaux antérieurs sont plutôt moteurs, et les postérieurs plutôt sensibles. Les résultats obtenus par Magendie furent loin de donner une solution définitive du problème. Très-peu de temps après lui, en 1823, un physiologiste italien, Bellingeri, fait des expériences nou-

velles, et en conclut que l'excitation des faisceaux antérieurs produit des mouvements de flexion, tandis que l'excitation des faisceaux postérieurs donne lieu à des mouvements d'extension et à de la douleur. Les deux faisceaux seraient donc moteurs, les postérieurs seuls seraient en même temps sensitifs. Valentin (1839), répète les expériences de Bellingeri et arrive à des résultats analogues; mais ces résultats ne s'obtiennent pas constamment, à moins qu'on ne fasse toujours porter les excitations sur des régions toutes spéciales de la moelle. M. Flourens a constaté les mêmes phénomènes que Ch. Bell et Magendie. Il se prononce très-nettement, et dit que l'excitation de toute la face postérieure de la moelle donne lieu à de la douleur, tandis qu'on n'en produit pas en touchant les faisceaux antérieurs.

M. Calmeil exécuta en 1828 des expériences très-ingénieuses dont on ne comprit malheureusement pas toute la valeur, à cette époque. Il expérimentait sur des agneaux. Après avoir mis la moelle à nu, il excitait la face postérieure avec un compas et provoquait ainsi des bêlements douloureux. De plus, l'excitation d'un seul faisceau postérieur déterminait uniquement des contractions musculaires dans le côté correspondant, tandis que l'excitation des deux faisceaux produisait des convulsions générales. M. Calmeil soulevait alors la moelle, et irritait la face antérieure, soit dans la région dorsale, soit dans la région lombaire, soit dans la région cervicale, sans obtenir jamais le moindre résultat; il en conclut naturellement que la face antérieure de la moelle épinière était inexcitable. Coupant ensuite la moelle en travers, à deux pouces en avant du renflement crural, il excitait les faisceaux postérieurs du bout caudal,

et provoquait ainsi des convulsions dans le train postérieur. Puis il soulevait l'extrémité libre de ce bout de la moelle avec une pince plate, et irritait alors à plus de vingt reprises les faisceaux antérieurs, sans produire un seul mouvement. Il faisait ensuite, sur le même animal, une nouvelle section au niveau de la troisième vertèbre dorsale, irritait la face postérieure du tronçon intermédiaire aux deux sections, et obtenait des secousses convulsives dans les muscles auxquels se distribuent les nerfs qui partent de ce tronçon ; l'excitation lui donnait encore un résultat négatif pour les faisceaux antérieurs. Enfin, il faisait une dernière section au-dessous des pyramides, et les mêmes essais, répétés sur le nouveau tronçon ainsi formé, lui donnaient encore les mêmes résultats. Les faits indiqués par M. Calmeil ont été évidemment très-bien observés et sont d'une grande exactitude. Nous verrons qu'ils ont été confirmés plus ou moins complétement par d'autres expérimentateurs ; mais les conclusions tirées de ces faits n'ont qu'une valeur relative, car, ainsi que nous le verrons, les effets des excitations des faisceaux antérieurs sont différents de ceux qu'a signalés M. Calmeil, lorsqu'on met en œuvre un autre procédé d'excitation que celui qu'il a employé.

En 1830, Backer constate la sensibilité des faisceaux postérieurs, mais ne fait pas mention de ces secousses convulsives dont M. Calmeil avait parlé. Il ajoute que l'excitation des faisceaux antérieurs ne détermine pas de douleur, mais bien des contractions dans les muscles. En 1833, Seubert arrive à des conclusions analogues ; mais il constate des contractions musculaires, en irritant la face postérieure de la moelle.

Magendie institua en 1839 de nouvelles expériences, et il attribua encore une certaine sensibilité à la portion superficielle des faisceaux antérieurs. Il montra même que toute la surface de la moelle était sensible, tandis qu'en agissant sur les parties profondes, on ne produisait aucune douleur, quel que fût le point excité. Magendie étudiait alors la sensibilité récurrente, et, pour expliquer cette sensibilité des faisceaux antérieurs, il admit que la récurrence ne s'arrête pas aux racines antérieures, mais que les fibres récurrentes sensitives viennent se rendre aussi à la surface des faisceaux antérieurs et des faisceaux latéraux.

J'arrive aux recherches de M. Longet, faites en 1841, et qui semblent nous conduire à un résultat définitif. Ses expériences ont été faites sur des Chiens adultes. Il mettait à nu la portion lombaire de la moelle, et la coupait au niveau de la dernière vertèbre dorsale, de façon à avoir deux segments, l'un caudal, l'autre céphalique.

Après avoir laissé s'écouler un temps assez long pour que les phénomènes dus à l'opération eussent disparu, il appliquait les deux pôles d'une pile faible aux faisceaux antérieurs et aux faisceaux postérieurs du bout caudal. Dans ce dernier cas, les résultats furent négatifs, mais, en excitant les faisceaux antérieurs, il obtint des contractions musculaires violentes, soit dans un seul membre abdominal, soit dans les deux. La galvanisation des faisceaux latéraux produisait dans les membres abdominaux des contractions sensiblement moindres que l'excitation des faisceaux antérieurs. En agissant sur le segment céphalique, il obtint de la douleur quand il excitait les faisceaux postérieurs, et rien quand il excitait les faisceaux antérieurs et latéraux qui servent aux propagations centrifuges. Pour M. Longet, les faisceaux

postérieurs étaient donc exclusivement sensitifs, et les faisceaux antéro-latéraux, exclusivement moteurs. Telles sont les conclusions du mémoire de M. Longet : elles étaient à peu près conformes à celles qu'avaient déjà formulées Ch. Bell, Magendie et M. Flourens ; elles furent admises et professées presque partout ; elles semblaient être la solution finale de la question. Mais ces conclusions doivent subir une modification importante, comme nous le verrons tout à l'heure.

En 1843, Van Deen, dont nous aurons encore à signaler les très-nombreuses expériences, arrive à cette conclusion que les faisceaux antérieurs ne sont pas moteurs par eux-mêmes, ni les postérieurs sensitifs ; et que, si l'excitant qu'on leur applique y produit souvent des résultats notables, c'est qu'on atteint quelques filets radiculaires, car les racines seules sont, suivant lui, sensitives ou motrices.

De 1845 à 1856, M. Brown-Séquard aurait constaté aussi que les faisceaux antérieurs ne sont pas excitables par eux-mêmes.

M. Cl. Bernard se borne presque à répéter ce qu'avait dit Magendie, et, entre autres faits, il confirme la sensibilité des faisceaux antérieurs et latéraux : pour les premiers surtout, il admet la sensibilité récurrente.

Avant de vous parler des recherches les plus récentes, je dois encore mentionner les expériences de M. Schiff. Son procédé opératoire est à l'abri de tout reproche ; il fait sur la moelle une section transversale des faisceaux postérieurs, puis les sépare d'arrière en avant des autres parties de la moelle, dans une étendue de plusieurs centimètres, de telle sorte qu'ils ne tiennent plus à la moelle que par leur extrémité antérieure. Si l'on pince alors, après quelque temps, les faisceaux postérieurs ainsi isolés, très-loin de l'endroit où

ils tiennent encore à la moelle, on détermine de la douleur. Cette expérience nous semble démontrer d'une façon irréfutable que les cordons postérieurs possèdent une sensibilité propre, indépendante des racines postérieures. Car, pour nous, en supposant même que les racines postérieures concourent à la formation des faisceaux postérieurs par un grand nombre de leurs fibres, il est certain que ces fibres se séparent des faisceaux, peu après y avoir pénétré, pour se rendre dans la substance grise. En pinçant les faisceaux postérieurs à une grande distance du point où, dans l'expérience de M. Schiff, ils sont en rapport avec les autres parties de la moelle, la douleur produite ne saurait donc pas être attribuée à l'excitation de fibres des racines postérieures mêlées à celles des faisceaux, puisque ces fibres sont nécessairement rompues par l'opération, dans les points où elles pénètrent dans la substance grise.

M. Brown-Séquard a fait connaître aussi des expériences qui prouvent que les faisceaux postérieurs sont sensibles : mais il semble porté à penser, d'après ces mêmes expériences, que la sensibilité des faisceaux postérieurs est une sensibilité d'emprunt qui leur est communiquée par les racines postérieures. Je ne nie pas la part qui peut être attribuée, dans ses expériences, aux racines postérieures; mais je crois, comme je viens de le dire, en m'appuyant sur d'autres faits expérimentaux, qu'on ne peut pas refuser un certain degré de sensibilité propre aux faisceaux postérieurs.

Enfin, tous les expérimentateurs ont constaté que la substance grise est tout à fait inexcitable ; on peut même la détruire sans éveiller le moindre signe de douleur, ni aucune secousse convulsive, chez les animaux mis en expérience.

Tel était l'état de la question; et parmi toutes les opinions que je viens de vous exposer, celle de Ch. Bell et de Magendie avait généralement prévalu. Elle était admise par presque tous les physiologistes, surtout depuis les travaux de M. Longet. Or, cette doctrine, qui jouissait d'un semblable crédit, un expérimentateur du plus grand mérite a cherché à établir qu'elle était en grande partie inexacte. M. Chauveau a publié en 1861, dans le journal de M. Brown-Séquard, un mémoire où il relate des expériences faites avec le plus grand soin, et qui semblent au premier abord tout à fait décisives. C'est surtout sur des animaux solipèdes qu'il a expérimenté, et ses recherches se divisent en deux séries. Il a particulièrement porté son attention sur l'excitabilité des divers points de la surface de la moelle, après l'avoir séparée de l'encéphale. Expérimentant d'abord sur les cordons antérieurs et sur les cordons latéraux, il les a grattés et piqués de mille manières différentes, et a posé en principe leur complète inexcitabilité. Passant ensuite aux faisceaux postérieurs, M. Chauveau a constaté qu'ils sont très-excitables: l'excitation du bord externe des faisceaux donne lieu à des contractions et à des manifestations de douleur plus accusées; la douleur tend à disparaître au fur et à mesure que l'on se rapproche du sillon médian. Il a constaté de plus, dans ces expériences comme dans les suivantes, que la moelle était plus excitable à sa surface que dans ses parties profondes. Après avoir expérimenté sur la moelle épinière séparée de l'encéphale, M. Chauveau, pour varier ses expériences, a laissé persister la communication avec l'encéphale, et il a obtenu les mêmes effets qu'après avoir sectionné la moelle en travers. En excitant les cordons postérieurs près du sillon médian, il observait surtout des mou-

vements réflexes, et, près du bord externe, l'excitation provoquait surtout de la douleur. L'excitation des cordons antérieurs et latéraux ne lui donnait aucun résultat.

Nous arrivons en définitive avec M. Chauveau à déclarer que les faisceaux antéro-latéraux ne sont excitables par eux-mêmes, ni à leur surface, ni dans leurs profondeurs ; que les faisceaux postérieurs sont inexcitables dans les couches profondes, et très-excitables au contraire à leur surface, spécialement près du bord externe, cette dernière excitation produisant de la douleur et des convulsions réflexes. Suivant M. Chauveau, il n'y aurait donc pas, dans la moelle, une partie antérieure motrice à conduction centrifuge et une partie postérieure sensitive à conduction centripète, comme on l'admettait avant lui.

Quant à la substance grise, M. Chauveau, comme tous les physiologistes qui l'ont précédé, a constaté sa complète inexcitabilité. Les autres conclusions de ses recherches ne nous ont fourni d'ailleurs aucune donnée absolument nouvelle. En effet, l'excito-motricité des faisceaux postérieurs avait déjà été constatée par M. Calmeil, et Van Deen avait cherché à établir que ces faisceaux ne sont pas sensibles par eux-mêmes chez la Grenouille, et qu'ils doivent leur sensibilité aux racines postérieures. Magendie avait montré que la surface des faisceaux postérieurs est plus sensible que les couches profondes. Si nous passons aux faisceaux antérieurs, nous trouvons leur inexcitabilité constatée par M. Calmeil et par Van Deen. Il est vrai que ces diverses propositions étaient loin d'avoir été adoptées par la plupart des physiologistes, qui continuaient à professer les idées de Ch. Bell, Magendie et de M. Longet.

M. Chauveau, si les conclusions de son travail pouvaient

être acceptées, nous aurait donc rendu le grand service de renverser définitivement ces idées erronées, et de nous ramener sans retour à ces faits presque oubliés qu'avaient cherché à établir ses prédécesseurs, et qui devaient désormais servir de point de départ à la physiologie de la moelle. Mais ces faits sont-ils entièrement exacts? Les faisceaux postérieurs sont-ils réellement insensibles par eux-mêmes? Les faisceaux antéro-latéraux sont-ils absolument dépourvus de motricité? C'est ce qu'il s'agit d'examiner.

Pour ce qui concerne la sensibilité propre des faisceaux postérieurs, je vous rappelle les expériences de M. Brown-Séquard et M. Schiff, que nous avons répétées, et qui établissent nettement l'existence réelle de cette sensibilité. Quant aux faisceaux antéro-latéraux, malgré l'accord des résultats obtenus par MM. Calmeil, Van Deen, Brown-Séquard et Chauveau, je ne crains pas de nier leur inexcitabilité. Il semble que la démonstration présentée par M. Chauveau ait une certaine rigueur; mais sous cette rigueur se cache une insuffisance réelle que vous allez admettre avec moi. M. Chauveau n'emploie dans ses recherches, comme procédés mécaniques d'excitation, que la piqûre par les épingles ou le grattage. Je sais bien qu'il compare les faisceaux aux racines, et qu'il voit le même excitant agir avec force sur les racines et rester sans effet sur les faisceaux de la moelle épinière. Il prouve tout au plus ainsi, que les racines des nerfs ont une excitabilité beaucoup plus vive que les cordons médullaires, mais il ne prouve pas l'inexcitabilité de ces faisceaux. Avec ces mêmes procédés d'excitation on n'obtiendrait assurément aucun effet non plus en agissant sur les nerfs, sur le nerf sciatique par exemple, dans certaines condi-

tions données; et cependant on ne conclurait certainement pas de cette épreuve négative que le nerf sciatique ne possède ni sensibilité, ni motricité. Il faut, comme on le sait parfaitement aujourd'hui, des excitations plus ou moins énergiques pour mettre en jeu l'activité des fibres nerveuses dans telle ou telle région. Aussi ne doit-on déclarer que tel ou tel faisceau nerveux est inexcitable, que lorsqu'on a eu recours à tous les modes possibles d'excitation. Ces considérations m'ont conduit à rechercher si les résultats négatifs obtenus par M. Chauveau et quelques autres expérimentateurs, rélativement aux faisceaux antéro-latéraux de la moelle, n'étaient pas dus à l'insuffisance des procédés dont ils se sont servis, et j'en suis venu à me convaincre qu'en effet il suffisait de se servir de moyens plus puissants d'excitation mécanique pour arriver à des résultats bien différents.

L'expérience que j'ai imaginée sur ce sujet me paraît tout à fait démonstrative. J'enlève les faisceaux postérieurs de la moelle d'un Lapin dans la région dorso-lombaire, sur une longueur de 4 à 5 centimètres au moins. Je coupe alors la moelle en avant de la partie privée ainsi de ses faisceaux postérieurs, et je sectionne ensuite les racines antérieures et postérieures dans toute la longueur de la partie ainsi préparée. Cette partie de la moelle, dépouillée de toutes ses racines et de ses cordons postérieurs, se trouve donc réduite à ses faisceaux antéro-latéraux et à sa substance grise. Si je pique brusquement ces faisceaux avec une grosse épingle, je détermine des mouvements dans les membres postérieurs. Mais ces contractions musculaires, ces soubresauts convulsifs sont encore bien plus prononcés, si je viens à presser les faisceaux entre les mors d'une

pince. Ce dernier mode d'excitation ne manque jamais de produire un effet des plus nets, et pour que l'expérience soit plus décisive, il faut pincer les faisceaux antéro-latéraux près du lieu où la moelle est coupée en travers, c'est-à-dire le plus loin possible du point où s'arrête la mutilation de cet organe. Je répète cette expérience devant vous, et vous pouvez voir ces convulsions qui éclatent dans le train postérieur chaque fois que je pince les cordons antéro-latéraux. L'expérience a été faite plusieurs fois aussi sur les Chiens, et elle a donné les mêmes résultats. On peut même aller plus loin, et enlever non-seulement les faisceaux postérieurs, mais même les faisceaux latéraux, avec la substance grise, en ne laissant intacts que les faisceaux antérieurs. Pressez ces faisceaux entre les mors d'une pince, et vous observerez encore des mouvements convulsifs dans les membres postérieurs. Ces expériences ne peuvent nous laisser aucun doute : les faisceaux antéro-latéraux pris en masse, et les faisceaux antérieurs examinés séparément, sont doués de motricité.

Quant aux faisceaux postérieurs, j'ai dit que nous avions répété l'expérience de M. Schiff, après l'avoir vue faite par lui-même, que nous avions obtenu les mêmes résultats que lui, et que ces résultats nous paraissent démontrers d'une façon tout à fait décisive que les faisceaux postérieurs sont excitables. La partie du faisceau antéro-latéral, la plus rapprochée du faisceau postérieur, se rapproche beaucoup de ce faisceau sous le rapport de l'excitabilité. Sur plusieurs animaux, Chiens et Lapins, j'ai examiné les effets des excitations sur cette portion du faisceau antéro-latéral, et j'ai vu que ces excitations déterminent de la douleur et une agitation générale, plus marquée cependant dans le

côté du corps correspondant au faisceau excité. Lorsque la moelle est coupée en travers, il y a des convulsions réflexes dans le train postérieur, convulsions vives et souvent étendues aux deux membres, lorsqu'on excite un des faisceaux latéraux près des faisceaux postérieurs. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne du bord externe des faisceaux postérieurs, les faisceaux latéraux offrent une excitabilité sensitive et excito-motrice de moins en moins prononcée, et finissent bientôt par ne plus présenter que de la motricité, comme les faisceaux antérieurs. Notons encore que c'est seulement la couche superficielle de la partie postérieure des faisceaux latéraux qui est sensitive et excito-motrice, car au-dessous de cette couche se trouvent des fibres en rapport avec les fonctions de motricité, comme le prouve leur atrophie à la suite de lésions encéphaliques accompagnées de paralysie isolée du mouvement.

Il faut toujours en science se défier des faits absolument négatifs. Ceux de M. Chauveau, pour les faisceaux antérieurs, étaient de cet ordre, et je crois vous avoir montré que le procédé opératoire de ce physiologiste l'avait amené à un résultat inexact.

Il nous faut donc sur cette question revenir à l'opinion de Magendie, de Charles Bell, de M. Flourens, de M. Longet, et de la plupart des expérimentateurs qui s'en sont occupés, et je crois pouvoir établir, comme résumé de cette étude, les propositions suivantes :

1° La substance grise est absolument inexcitable.

2° Les faisceaux antérieurs possèdent un certain degré d'excitabilité motrice.

3° Il est hors de doute que les faisceaux postérieurs sont

très-excitables. Ils sont sensitifs et excito-moteurs si on laisse la moelle intacte, et seulement excito-moteurs si la moelle est coupée en travers et séparée de l'encéphale. Il en est de même, mais à un moindre degré, de la partie des faisceaux latéraux contiguë aux faisceaux postérieurs.

J'ai recherché si l'on obtient les mêmes résultats chez les Vertébrés des autres classes. Chez les Oiseaux, les effets des excitations sont les mêmes que chez les Mammifères. Un fait que j'ai déjà mentionné fournit même un argument assez fort contre l'opinion de ceux qui ont admis que les faisceaux de la moelle sont inexcitables : c'est que l'excitation des faisceaux postérieurs et latéraux produit, chez les Oiseaux, des effets (douleur, convulsions), bien plus prononcés que l'excitation des racines. Chez les Batraciens on observe une différence du même genre, bien que moins marquée, entre les faisceaux de la moelle et les racines des nerfs.

La question que nous venons d'examiner était en quelque sorte préalable. C'était un point très-important de la physiologie de la moelle qu'il fallait d'abord élucider. Dans la prochaine leçon, nous étudierons la moelle considérée comme organe conducteur du mouvement et de la sensibilité.



DIX-SEPTIÈME LEÇON.

14 juillet 1864.

PHYSIOLOGIE DE LA MOELLE ÉPINIÈRE.

La moelle envisagée comme organe de transmission. — Quelles sont les parties de la moelle qui servent de voies de transmission? Excitations centripètes. Excitations centrifuges. — La transmission des excitations motrices et des excitations sensitives est-elle directe ou croisée?

La moelle épinière est l'organe qui sert à la transmission des impressions sensitives venues de la périphérie, et, en sens inverse, des excitations motrices émanées de l'encéphale. Hippocrate, Celse, Arétée, savaient déjà fort bien que les lésions graves de la moelle entraînent la perte du mouvement et de la sensibilité dans les parties situées au-dessous du point lésé. A partir de Galien, cette notion physiologique prend rang parmi les données fondamentales de la science.

Mais il ne suffit pas de savoir que la moelle épinière sert à transmettre les excitations centripètes et les provocations centrifuges motrices ; il faut encore examiner deux questions d'une grande importance :

1° Il faut voir quelles sont les parties de la moelle qui servent d'organe de transmission, d'une part, pour les excitations centripètes, excito-motrices ou sensitives, et d'autre part pour les excitations centrifuges ou motrices.

2° Une fois que nous aurons tracé les routes que suivent les excitations, il nous faudra déterminer si la transmission des excitations motrices et des impressions sensitives est directe ou croisée.

Je dois vous prévenir que, dans l'examen de ces deux questions, nous rencontrerons de grandes difficultés. La physiologie de la moelle épinière a fait, il est vrai, de notables progrès sur ce sujet, dans ces derniers temps, grâce surtout aux travaux de M. Brown-Séquard : on sait aujourd'hui que des opinions, qui avaient passé longtemps pour incontestables, sont erronées ; un certain nombre de faits nouveaux sont maintenant connus. Mais que d'obscurité, que d'incertitudes encore sur les fonctions des faisceaux de la moelle et sur la marche suivie par les excitations centripètes et centrifuges de cet organe ! Celui qui vous parlerait autrement, dans l'état actuel de la science, n'aurait pas suffisamment étudié par lui-même les divers points en litige.

I.

Pour ce qui concerne les voies de transmission, la question n'a pu être posée qu'après que l'on eut attribué la sensibilité et le mouvement à des parties différentes du système nerveux. Malgré de nombreuses recherches, on peut dire qu'elle n'a pas encore reçu aujourd'hui une solution tout à fait complète. C'est à Walker (1809) qu'est due

la première hypothèse sur les fonctions des faisceaux de la moelle épinière. Il s'arrête à la vue la plus simple, la plus conforme à son hypothèse sur les fonctions des racines, et dit que les faisceaux antérieurs transmettent la sensibilité, et les faisceaux postérieurs le mouvement. Ch. Bell (1811), après avoir fait une expérience sur un Lapin récemment tué, applique aux faisceaux de la moelle l'idée qu'il s'était faite sur les fonctions des racines : il faut donc se reporter ici à ce que je vous ai déjà dit pour les racines dans ma sixième leçon. En 1822, Magendie fit des expériences sur les faisceaux rachidiens, et arriva aussi à des résultats semblables à ceux qu'il avait tirés de ses expériences sur les racines.

Après Magendie, de nombreux expérimentateurs se sont occupés de la question, mais sans arriver à des données positives, et je vais indiquer succinctement les principales solutions que cette question a reçues. Bellingeri (1823) admet que les faisceaux antérieurs et les postérieurs président aux mouvements, les premiers servant aux mouvements de flexion, les autres aux mouvements d'extension. Quant à la sensibilité, elle serait transmise à la fois par les faisceaux postérieurs et par la substance grise. Notez bien ce dernier point. Cette opinion de Bellingeri sur le rôle de la substance grise avait sa source dans des expériences précises : ce physiologiste avait observé, en effet, que la sensibilité survit à la section des deux cordons postérieurs. Or, nous verrons que cette opinion, rejetée d'abord d'une façon presque unanime, se trouve aujourd'hui complétement confirmée.

Fodéra (1823) répète ces expériences, et arrive au même résultat : il rapporte même que, dans l'une de ses expé-

riences, « les parties postérieures à la blessure lui parurent plus sensibles que les antérieures ». Dans une autre expérience, il divise longitudinalement, en suivant la ligne médiane, la moelle lombaire, et remarque l'abolition consécutive de la sensibilité. De plus, sur un Cochon d'Inde et sur un jeune Chat, la section d'un des cordons postérieurs vers le milieu de la région dorsale fut suivie de diminution de la sensibilité du côté opposé à la section. Nous voyons dans ces expériences de Fodéra deux faits importants notés : l'hyperesthésie des membres postérieurs après la section des cordons postérieurs ; et, d'autre part, la diminution de la sensibilité après la section d'un cordon postérieur, dans le membre du côté opposé.

Schœps constate l'hyperesthésie signalée par Fodéra. Il émet une opinion partagée plus tard par Rolando et M. Calmeil, à savoir, que les cordons antérieurs et les cordons postérieurs de la moelle sont chargés les uns et les autres de conduire les excitations motrices et sensitives. M. Calmeil ajoute que la substance grise suffit à elle seule pour transmettre les impressions et les incitations motrices.

J'arrive aux travaux de Van Deen (1841). Il fait ressortir l'importance de la substance grise, et montre qu'elle sert à la transmission des excitations sensitives, mais qu'elle est également nécessaire à la transmission des excitations motrices. Suivant lui, les racines postérieures se terminent dans la substance grise comme les racines antérieures. Il va même plus loin, et admet que les cordons postérieurs, aussi bien que les cordons antérieurs, communiquent avec la substance grise, les uns servant à transmettre la sensibilité, les autres l'influx volontaire, mais toujours par l'intermédiaire de la substance grise. D'après Van Deen, les

excitations sensitives arriveraient de la périphérie dans la substance grise par les racines postérieures, et seraient ensuite reprises par les faisceaux postérieurs qui les porteraient à l'encéphale. Pour les excitations motrices, il y aurait un mécanisme inverse, mais du même genre. Ces excitations partiraient de l'encéphale, suivraient les cordons antérieurs, passeraient dans la substance grise, et enfin se rendraient par les racines antérieures à la périphérie. Ses expériences sont très-ingénieuses ; il les a répétées un très-grand nombre de fois, et a cherché aussi à démontrer que la section d'une moitié de la moelle n'abolit pas la sensibilité du côté correspondant, et qu'en pareil cas la transmission se fait par la substance grise.

D'après M. Stilling, la substance grise postérieure est douée de sensibilité, qu'elle soit ou ne soit pas en rapport avec la substance blanche des faisceaux postérieurs, et c'est là la différence essentielle entre l'opinion de cet auteur et celle de Van Deen. La substance grise pour M. Stilling est indispensable à la transmission des impressions vers l'encéphale ; de même elle est l'agent principal de la transmission des excitations volontaires, car, après la section des cordons blancs antérieurs, elle suffit pour transmettre ces excitations.

En 1841, M. Longet publia un mémoire couronné par l'Académie des sciences, qui semblait clore la discussion, car il s'appuyait sur des expériences présentant en apparence la plus inflexible rigueur.

« Les faisceaux blancs antérieurs et les faisceaux blancs postérieurs de la moelle ont des propriétés entièrement distinctes. La motricité est l'attribut exclusif des premiers, la sensibilité est l'attribut exclusif des seconds. » La sensibi-

lité et la motricité ont donc un siége « distinct, aussi bien dans la moelle que dans les racines spinales». Telle est, en résumé, la théorie de M. Longet sur les propriétés des faisceaux de la moelle épinière. Quant aux fonctions de ces faisceaux, il a été conduit, par ses expériences les plus récentes et par l'analyse des travaux entrepris sur ce sujet, à une doctrine qui se rapproche beaucoup de celle que nous allons exposer, d'après les mêmes données.

Quelle manière de voir devons-nous adopter au milieu de ces opinions plus ou moins différentes les unes des autres ? Nous allons examiner successivement les voies des incitations motrices et des excitations sensitives.

A. *Incitations motrices centrifuges.* — Ici pas de difficulté sérieuse, au moins pour les faits principaux. Les *faisceaux postérieurs* ne prennent aucune part aux phénomènes, aucune part directe, dirons-nous, pour ne pas négliger l'influence qu'exerce la sensibilité sur le mouvement. La *substance grise* joue certainement un rôle important, ainsi que le démontrent les expériences de MM. Calmeil, Van Deen, Stilling, Brown-Séquard ; car si l'on fait une section de la substance grise, les mouvements sont diminués ; la substance grise doit donc servir à cette transmission. La véritable voie directe pour les incitations motrices volontaires, ce sont les faisceaux *antéro-latéraux ;* en effet, si l'on coupe ces faisceaux sur un animal, les parties qui reçoivent leurs nerfs moteurs des portions de la moelle situées en arrière de cette section, perdent toute motilité volontaire. On peut, il est vrai, aller plus loin, et se demander si la partie antérieure et la partie latérale des faisceaux antéro-latéraux servent toutes les deux à la transmission des incitations motrices ; si l'une

de ces parties y sert au contraire exclusivement, ou enfin si l'une y est plus nécessaire que l'autre. Les expériences de M. Brown-Séquard nous donnent des renseignements précieux sur ces questions. Elles nous apprennent en effet que les faisceaux latéraux, à la région dorsale, prennent une part non douteuse à la transmission des ordres de la volonté, mais que cette part est moins grande que celle des faisceaux antérieurs : à la région cervicale, les choses semblent renversées. Le rôle des cordons latéraux, au fur et à mesure que l'on se rapproche du bulbe rachidien, devient de plus en plus important ; dans la région cervicale, la section des cordons latéraux et de la partie de substance grise qui leur est accolée est la lésion qui détermine l'effet le plus prononcé sur les mouvements des membres ; elle peut les abolir complétement. La section des cordons antérieurs seuls, dans cette région, produit bien aussi une paralysie des membres, mais bien moins considérable que lorsqu'elle est faite dans la région dorsale.

Je vous rappelle ici ce que j'ai déjà eu occasion de vous dire au sujet de certaines parties des faisceaux latéraux. Dans la région postérieure de ces faisceaux, au-dessous d'une mince couche douée probablement en partie de fonctions sensitives, se trouve de chaque côté un fascicule qui, par l'intermédiaire des pyramides antérieures, va se mettre en rapport avec certaines parties de l'encéphale, avec les corps striés, entre autres. Or, si les pyramides antérieures sont, comme on l'admet, des voies conductrices pour les ordres de la volonté, ces portions des faisceaux latéraux doivent nécessairement servir au même usage. Mais pour que cette conclusion ait une certaine valeur, il faut que la donnée qui y conduit soit exacte, et c'est ce

que nous examinerons plus tard en parlant du bulbe rachidien.

Enfin, puisque nous parlons des fonctions des cordons de la moelle épinière, il convient de dire un mot de la manière de voir de Ch. Bell au sujet des faisceaux latéraux. Pour ce célèbre physiologiste, ces faisceaux servaient de voies de transmission pour les excitations nécessaires à la mise en jeu du mécanisme respiratoire ; aussi les nommait-il *faisceaux respiratoires*. Malgré l'appui que des expériences assez récentes ont paru donner à cette doctrine, rejetée jusque-là par la plupart des physiologistes, je crois que le jugement qui avait été rendu tout d'abord ne doit pas être annulé. La section d'un faisceau latéral, vers le milieu de la région cervicale, détermine-t-elle une abolition complète des mouvements respiratoires du même côté, comme on l'a prétendu ? Les expériences que nous avons faites nous autorisent à déclarer que cette assertion est beaucoup trop absolue, et, par conséquent, inexacte. La section de toute une moitié de la moelle, vers la troisième ou quatrième vertèbre cervicale, chez un Chien, produit un affaiblissement très-considérable du mouvement des côtes de la moitié correspondante du thorax, cela est incontestable ; il semble même par moments que le mouvement propre de ce côté de la cage thoracique ait cessé complétement, et qu'il n'y ait plus que des mouvements communiqués par les côtes de l'autre côté : mais cette abolition des mouvements des côtes, du côté de l'hémisection, ne paraît complète que dans la respiration calme ; dès que la respiration devient gênée, on voit ces côtes se mouvoir, s'écarter les unes des autres, en même temps qu'elles deviennent plus saillantes ; et il en est de même lorsque

l'animal crie. Remarquons du reste que ce résultat, qui s'observe aussi lorsqu'on a coupé la partie latérale et postérieure du faisceau antéro-latéral, n'a rien de particulier ; cette hémiplégie plus ou moins complète du thorax existe également dans le membre antérieur correspondant : dans le membre postérieur elle est bien moins prononcée. Enfin, lorsqu'on se rapproche davantage du bulbe rachidien, on voit l'hémisection ou la section d'un faisceau latéral de la moelle déterminer une paralysie bien plus incomplète encore de la moitié correspondante du thorax. Ainsi, d'une part, la section d'un faisceau latéral ne paralyse qu'incomplétement les muscles inspirateurs ; d'autre part, elle n'agit pas sur eux d'une façon particulière, exclusive ; il est donc bien démontré que les faisceaux latéraux ne méritent en aucune façon le nom de *faisceaux respiratoires*.

B. *Excitations centripètes.* — Les relations des racines postérieures avec les faisceaux postérieurs, et les expériences qui montraient que ces faisceaux sont les parties les plus sensibles de la moelle épinière, devaient conduire tout d'abord à considérer les faisceaux postérieurs comme les voies de transmission des impressions, de la périphérie vers l'encéphale.

Cette déduction paraissait si naturelle, que, lorsque M. Longet eut fait connaître ses remarquables expériences, il ne rencontra presque aucune opposition, en France, du moins. Et cependant l'opinion qu'il venait de faire prévaloir était erronée ! Les faisceaux postérieurs ne sont pas les moyens de transport des impressions de la périphérie jusqu'à l'encéphale.

Rien n'est plus facile à démontrer que cette proposition. Il y a, en effet, une expérience qui ne peut laisser aucun

doute dans les esprits : c'est la section des cordons postérieurs de la moelle. S'ils sont les organes de transmission de la sensibilité, elle sera abolie par cette opération. Or, non-seulement la sensibilité n'est pas abolie dans les régions qui reçoivent leurs nerfs de la portion de la moelle située en arrière du lieu de la section, mais on constate au contraire, dans ces régions, une augmentation de la sensibilité. Cette expérience avait été faite déjà par Bellingeri, par Fodéra, par M. Calmeil. Mais elle n'avait pas eu sur la physiologie de la moelle toute l'influence qu'elle aurait dû avoir ; et c'est dans ces derniers temps seulement que M. Brown-Séquard et d'autres expérimentateurs ont montré de quel poids elle est dans la question qui nous occupe. Nous avons fait bien des fois, M. Philipeaux et moi, cette expérience, et toujours nous avons obtenu le même résultat que M. Brown-Séquard. Une autre expérience vient confirmer d'une façon bien péremptoire le résultat de celle-ci. M. Brown-Séquard coupe la moelle en ne laissant subsister que les faisceaux postérieurs. Dans l'hypothèse de M. Longet, après une pareille opération, la sensibilité devrait être conservée dans les membres postérieurs. Or, elle est abolie. Nous avons fait aussi plusieurs fois cette expérience, M. Philipeaux et moi, et je puis affirmer que, contrairement à ce qu'avait annoncé M. Schiff, elle donne toujours le résultat indiqué par M. Brown-Séquard, à savoir, l'abolition complète de la sensibilité dans les membres postérieurs. Mais l'expérience de Van Deen, répétée par M. Brown-Séquard, montre que si l'on coupe les faisceaux antéro-latéraux, en laissant intacts la substance grise et les faisceaux postérieurs, la sensibilité est conservée.

Il ne nous reste plus qu'à faire la contre-épreuve des

trois expériences dont je viens de vous indiquer les résultats. Si en passant au-dessous des faisceaux postérieurs qu'on laisse intacts, on va, comme l'ont fait Van Deen et M. Brown-Séquard, couper isolément et totalement la substance grise, on abolit entièrement la sensibilité.

Cette expérience est cependant assez difficile à exécuter, car si quelques parcelles de substance grise échappent à la section, il y aura encore transmission des excitations subies par les membres postérieurs. Peut-être est-ce là ce qui a conduit quelques physiologistes, M. Brown-Séquard, par exemple, à attribuer aux faisceaux antéro-latéraux de la moelle une certaine part dans la transmission sensitive. Quant à M. Ludwig Türk, qui considère les faisceaux latéraux comme les organes de cette transmission, il est évident que son opinion est contredite par les expériences les plus rigoureuses. Tout au plus pourrait-on dire qu'il y a une transmission très-restreinte par ces cordons. La substance grise est donc le principal, presque le seul conducteur des excitations sensitives; mais, contrairement à ce que croyait M. Stilling, M. Brown-Séquard a démontré que la partie postérieure de cette substance n'est pas la plus nécessaire pour la transmission de ces excitations; car la sensibilité peut persister et être même exagérée dans les membres postérieurs, après une section qui divise non-seulement les faisceaux postérieurs dans la région dorsale, mais encore toute la moitié postérieure de la substance grise.

Mais à quoi donc servent les faisceaux postérieurs? Ils n'ont assurément pas le rôle dont a voulu les douer M. Schiff. Après les avoir vu dépouiller de la transmission des impressions de douleur, il leur a attribué la transmis-

sion des impressions de contact. Il coupe transversalement, sur un Lapin, toute la moelle, à l'exception des cordons postérieurs, dans la région cervicale, puis il saigne l'animal pour l'affaiblir. Peu de temps après, l'animal s'assoupit, et, d'après M. Schiff, le moindre contact du train postérieur réveillait l'animal, tandis qu'on pouvait exciter violemment les mêmes points du corps, couper même le nerf sciatique, sans déterminer le plus léger indice de douleur. Les faisceaux postérieurs seraient donc chargés de conduire les impressions tactiles et ne serviraient pas à la transmission des excitations douloureuses. Cette vue physiologique n'est pas admissible, et M. Brown-Séquard a montré le peu de valeur de l'expérience invoquée par M. Schiff. Nous avons aussi cherché à savoir si l'opinion de M. Schiff était fondée, et nous sommes arrivés, comme M. Brown-Séquard, à une conclusion négative. D'ailleurs, en principe, cette opinion me paraît peu acceptable, et, s'il était prouvé que les impressions tactiles sont transmises, malgré la section de toute la moelle à l'exception des faisceaux postérieurs, je serais très-porté à conclure que la sensibilité est conservée tout entière, plus ou moins modifiée, plutôt que de voir là une preuve de l'existence de conducteurs distincts pour la sensibilité tactile et pour la sensibilité douloureuse. Je sais bien que l'on a observé un grand nombre de faits cliniques qui prouvent que les divers modes de sensibilité cutanée peuvent être abolis isolément. Tous les médecins ont vu des femmes hystériques qui avaient perdu, pour un temps plus ou moins long, la sensibilité à la douleur, et qui avaient conservé cependant la sensibilité tactile. De même on trouve des malades qui ne reconnaissent pas si

les corps avec lesquels on les touche sont froids ou chauds, et qui sentent encore bien le contact de ces corps. D'autres sentent très-vivement la douleur et ne perçoivent pas les contacts légers : cette particularité se rencontre souvent dans les cas de sclérose des cordons postérieurs de la moelle, et semblerait pouvoir être invoquée à l'appui de l'opinion de M. Schiff. Eh bien ! je crois que, dans certains de ces cas, ceux dans lesquels la sensibilité à la douleur est abolie isolément, il y a une modification telle des éléments de la moelle épinière, que, tout en restant aptes à entrer en jeu, sous l'influence des impressions tactiles, ils ne peuvent plus être affectés de façon à donner lieu à de la douleur. Quant aux cas dans lesquels il y a abolition de la sensibilité tactile et conservation de la sensibilité à la douleur, on peut admettre que les éléments de la moelle sont modifiés d'une façon différente, que leur activité ne peut plus être provoquée par les excitations légères des extrémités périphériques des nerfs, tandis que les excitations intenses peuvent encore produire de la douleur. On voit quelque chose d'analogue se manifester sous l'influence de la compression des nerfs, ainsi que cela ressort des expériences que nous avons faites, mon ami M. Bastien et moi, sur ce sujet. Lorsque l'anesthésie tactile est déjà très-marquée, le pincement de la peau suscite des douleurs bien plus vives que dans l'état normal, et différentes, comme nature, de celles que détermine d'ordinaire le même mode d'excitation. Or, ce qui se passe ici, par suite de la modification des nerfs, ne peut-il pas se produire aussi lorsque les éléments conducteurs de la moelle épinière sont modifiés? Ne pourrais-je pas dire la même chose de la sensibilité à la température, qui est modifiée de telle sorte, sous l'influence de la com-

pression des nerfs, que l'application du froid cause une douleur cuisante insupportable ? N'est-ce pas là ce qui a lieu aussi dans certains cas d'anesthésie restreinte, dépendant d'affections de la moelle épinière.

Je crois donc que, l'observation de M. Schiff fût-elle très-exacte, — et je vous ai dit ce que j'en pense, d'après les faits de M. Brown-Séquard et d'après ceux que nous avons observés nous-mêmes, M. Philipeaux et moi, — il faudrait bien se garder de conclure qu'il y a des fibres différentes pour la transmission de la sensibilité tactile et la sensibilité douloureuse ; il faudrait, en effet, en adoptant l'opinion de M. Schiff, se résoudre à admettre l'existence de fibres différentes pour la sensibilité tactile et la sensibilité douloureuse, et je crois qu'on ne doit en arriver là qu'à la dernière extrémité : car où s'arrêter alors ? Il y aura donc aussi des fibres différentes pour la sensibilité de température ! Et, dans les organes des sens, il y aura donc des fibres spéciales pour toutes les impressions distinctes et même pour toutes les nuances de ces impressions, parce que, dans certains cas morbides, on a observé une conservation de telles ou telles sensations à l'exclusion de telles ou telles autres ; parce que certains sujets, par exemple, sauront reconnaître le goût des substances salées et seront insensibles à la saveur des matières sucrées, parce que d'autres ne pourront pas reconnaître telle ou telle couleur, telle ou telle odeur ! Il y a des physiologistes qui n'y voient aucune difficulté, ou du moins qui trouvent que les problèmes de la sensibilité sont ainsi bien simplifiés. En effet ; mais cela est-il vrai ? C'est, pour le moins, très-douteux (1).

(1) Au moment où cette feuille était déjà prête à être tirée, j'ai eu connaissance d'un mémoire très-remarquable que M. Brown-Séquard

Les faisceaux postérieurs, il faut en prendre son parti, n'ont qu'un rôle très-secondaire à jouer dans la transmission des impressions, de la périphérie jusqu'à l'encéphale. Les racines postérieures pénètrent bien en partie dans ces faisceaux, suivent, au milieu d'eux, un trajet assez court généralement ; mais les fibres des racines qui se mêlent ainsi à celles des faisceaux postérieurs, s'en séparent bientôt pour entrer dans la substance grise, et, par conséquent, c'est par cette substance, et non par les faisceaux, que les impressions sont transmises à l'encéphale.

M. Brown-Séquard, à qui on doit tant d'expériences ingénieuses sur la physiologie de la moelle épinière, a fait

vient de publier, dans le dernier numéro de son *Journal de physiologie*, sur la transmission des impressions sensitives. Dans ce travail, où se trouvent examinées diverses questions très-importantes, relatives à cette transmission, l'auteur cherche à établir, en se fondant sur des faits pathologiques, les seuls qu'on puisse mettre à profit pour cela, qu'il y a dans la moelle des conducteurs différents pour les impressions de diverses natures, contact, douleur, température, etc., et il pense même pouvoir, jusqu'à un certain point, indiquer la disposition relative de ces éléments dans la moelle. Je ne puis pas discuter ici les faits sur lesquels s'appuie M. Brown-Séquard, mais je dois dire qu'ils ne me semblent pas entièrement décisifs. Tant qu'on ne pourra pas réunir quelques faits observés avec soin et suivis d'un examen nécroscopique attentif, par lesquels on puisse montrer qu'une même lésion a produit constamment le même effet, la même abolition isolée de tel ou tel mode de sensibilité, on ne pourra pas arriver à dissiper d'une façon définitive tous les doutes relatifs à l'existence de conducteurs spéciaux pour chaque mode de sensibilité. Je ne dis rien de la sensibilité musculaire qui pourrait bien être transmise, comme le pense M. Brown-Séquard, par des éléments spéciaux : on ne pourrait pas, en tout cas, même si l'on arrivait à prouver cette présomption, en tirer le moindre argument favorable à l'idée de conducteurs différents pour les divers modes de sensibilité cutanée.

voir qu'un certain nombre de fibres des racines postérieures des nerfs paraissent suivre dans les faisceaux postérieurs et dans la substance grise un trajet descendant jusqu'à une certaine distance de leur lieu d'immergence. Il en serait de même des fibres des faisceaux, si ces fibres ont une sensibilité propre, comme je le crois. M. Brown-Séquard a d'abord montré qu'après une section des faisceaux postérieurs, c'est la surface postérieure de section qui est la plus sensible, et, des deux racines postérieures les plus rapprochées de l'endroit de la section, c'est celle qui est en arrière de cette section qui offre la sensibilité la plus vive. Si l'on fait une seconde section en arrière de la première et à une petite distance de celle-ci, à 2 centimètres par exemple, chez un Chien, les faisceaux postérieurs, les racines postérieures intermédiaires à ces deux sections perdent leur sensibilité et leur excito-motricité (1). On peut voir un résultat analogue se produire chez la Grenouille: si l'on coupe la moitié de la moelle épinière en avant de l'origine du gros tronc nerveux brachial, le membre correspondant conserve un degré encore très-marqué de sensibilité ; si l'on fait une seconde hémisection un peu en arrière de cette origine, le membre devient insensible. Quand on fait d'abord l'hémisection postérieure, on remarque, avant de pratiquer la seconde hémisection, que la sensibilité diminue davantage que lorsque l'on ne fait que l'hémisection anté-

(1) Un fait intéressant et qui pourrait contribuer à démontrer que les faisceaux latéraux ont une excitabilité propre, indépendante des racines, c'est que ces faisceaux, dans la région où les cordons postérieurs et les racines postérieures ont perdu toute sensibilité et toute excito-motricité, sont encore très-excitables. La moindre irritation de ces faisceaux détermine des secousses convulsives dans tout le train postérieur.

rieure. Dans l'expérience qui consiste à faire deux sections des cordons postérieurs à une certaine distance l'une de l'autre, si cette distance est assez considérable (8 à 10 centimètres, par exemple, chez un Chien), la partie des cordons postérieurs intermédiaire aux deux sections, et les racines postérieures qui en naissent, conservent leur sensibilité; mais elle est diminuée notablement. C'est qu'alors la plupart des fibres radiculaires des racines postérieures ne sont plus atteintes par les sections, parce que ces fibres ont abandonné les faisceaux et gagné la substance grise. Enfin, dans tous les cas, les racines et faisceaux postérieurs situés en arrière de la section postérieure, non-seulement conservent leur sensibilité, mais sont même plus sensibles que dans l'état normal (1).

Mais, en définitive, ces diverses données et toutes celles que nous pourrions puiser dans les riches mémoires de M. Brown-Séquard, ne nous apprennent point quel est le rôle des faisceaux postérieurs. La présomption suivante réunit en sa faveur d'assez fortes probabilités,

(1) Lorsque nous avons communiqué à la Société de Biologie, en 1855, les résultats de nos expériences sur ce sujet, nous avions dit que, dans le cas où les deux sections ne sont séparées l'une de l'autre que par un intervalle de 2 à 3 centimètres chez le Chien, le segment des faisceaux postérieurs intermédiaire aux deux sections et les racines postérieures correspondantes perdent complétement leur sensibilité, mais conservent leur excito-motricité. Or, il y a là une erreur qu'il importe de rectifier. Toutes les fois que, l'expérience étant bien faite, la sensibilité du segment intermédiaire et des racines postérieures correspondantes a été abolie, leur excito-motricité a été abolie du même coup; et il ne saurait en être autrement, car il n'y a pas, je le redis ici, des fibres spéciales pour la sensibilité et d'autres pour les actions réflexes : ce sont les mêmes fibres qui servent à ces deux fonctions; elles sont, ou coupées, ou respectées, suivant

fondées sur l'anatomie, la physiologie expérimentale et la physiologie pathologique ; toutefois je suis loin de vous la présenter comme indiscutable. Je vous rappelle d'abord que, d'après les indications de l'anatomie, ces faisceaux peuvent être considérés surtout comme des commissures longitudinales entre des régions de la substance grise plus ou moins éloignées les unes des autres ; et, par conséquent, on peut se représenter ces faisceaux comme concourant à associer en actions d'ensemble les actions partielles dont l'intervention est nécessaire dans diverses fonctions de la moelle. Cette présomption trouve une confirmation bien remarquable dans les résultats de l'expérimentation. En effet, si l'on pratique sur ces faisceaux deux ou trois sections séparées par des intervalles de 2 ou 3 centimètres, et comprenant toute leur épaisseur, l'effet le plus prononcé de cette opération sera un trouble très-remarquable de la locomotion, trouble que l'on sera conduit à rattacher à l'incoordination des mouvements. Ainsi seraient confirmées les vues de Todd, qui

que les deux sections sont rapprochées ou éloignées l'une de l'autre, et l'on ne voit l'excito-motricité survivre à la sensibilité que dans les cas où les deux sections sont éloignées l'une de l'autre, et où la section située le plus en avant a divisé non-seulement les faisceaux postérieurs, mais encore la totalité de la substance grise. Il n'y a plus alors de transmission possible des impressions jusqu'à l'encéphale, et tout se passe, pour les excitations centripètes, comme si la moelle était coupée transversalement. Ajoutons que, durant les premiers moments qui suivent l'opération, on pourrait croire que la sensibilité est abolie, à cause de l'affaiblissement momentané de l'excitabilité de la moelle, alors que l'on observerait encore des indices plus ou moins marqués d'excito-motricité ; mais ce ne serait là qu'un état passager qui ne saurait avoir aucune signification, relativement à la question qui nous occupe.

considérait les faisceaux de la moelle comme des organes d'harmonisation des actions médullaires, ou de concaténation des divers segments de la moelle épinière. Ajoutons que les faits pathologiques parlent dans le même sens que l'anatomie et la physiologie. Dans cette maladie, connue d'abord sous le nom de *tabes dorsualis*, et qui plus récemment a été mieux étudiée sous le nom d'*ataxie locomotrice*, maladie qui, arrivée à une période un peu avancée, est caractérisée anatomiquement par la sclérose des faisceaux postérieurs de la moelle épinière, l'incoordination des mouvements paraît due, au moins en grande partie, à l'affection des cordons postérieurs de la moelle.

II.

Passons à la seconde des questions que nous avons posées en commençant : *La transmission a-t-elle lieu dans un sens direct ou dans un sens croisé ?*

A. *Excitations centrifuges.* — Jusque dans ces derniers temps on croyait la question entièrement résolue pour ces excitations, et la solution adoptée par tous les physiologistes datait de Galien. Il avait écrit que lorsque l'on coupe en travers une des moitiés de la moelle, il y a paralysie du côté correspondant à la section, et que, si l'on fait une section longitudinale, séparant la moelle en deux moitiés latérales, en ayant soin de suivre rigoureusement la ligne médiane, le mouvement est conservé dans les deux membres. La conclusion de ces expériences, c'est que la transmission a lieu dans un sens direct; et, depuis Galien, je le répète, il y avait presque unanimité sur ce point.

En 1859, M. Van Kempen fit paraître un mémoire sur

la transmission de la sensibilité et du mouvement dans la moelle épinière. Ses expériences le conduisent à confirmer les vues de M. Brown-Séquard relativement à la transmission des impressions sensitives. En ce qui concerne le mouvement, M. Van Kempen arrive à des résultats déjà obtenus en partie par M. Brown-Séquard lui-même et par M. Schiff. M. Van Kempen admet en effet que la transmission des incitations motrices centrifuges est directe dans la région dorsale et dans la région lombaire, mais qu'à la région cervicale il y a transmission croisée en partie, et par conséquent entrecroisement des éléments conducteurs des excitations motrices, mais entrecroisement incomplet.

Sur quelles expériences s'appuie ce physiologiste? En faisant une hémisection de la moelle à la région lombaire au-dessus des racines des nerfs des membres postérieurs, il abolit le mouvement dans le membre correspondant à la section : s'il fait une section dans la région cervicale, il rend les deux membres postérieurs plus faibles, parce qu'il y a des fibres entrecroisées se rendant à chacun de ces membres, mais la paralysie est incomplète, parce que l'entrecroisement est lui-même incomplet. Ce résultat avait déjà été publié par M. Brown-Séquard et M. Schiff. M. Van Kempen a fait d'abord ses expériences sur des Grenouilles, puis il les a répétées sur des Oiseaux et sur des Mammifères, et il conclut à un trajet direct pour les régions lombaire et dorsale, mais à un trajet croisé pour la région cervicale. Nous avons répété ces expériences: elles sont exactes en elles-mêmes, mais surtout pour ce qui concerne la comparaison de la région lombaire à la région cervicale. Après une hémisection bien complète au milieu de la région cervicale, les Chiens peuvent encore se tenir un moment dressés sur

les deux membres postérieurs, tandis qu'après une hémisection faite à la région lombaire, en avant des nerfs destinés à ces membres, il y a une paralysie totale du membre correspondant. Mais on peut observer à la suite d'une hémisection de la moelle dans la région dorsale, un résultat analogue à celui que donne l'hémisection de la région cervicale, c'est-à-dire la conservation partielle des mouvements volontaires dans le membre du côté correspondant au côté de la lésion; il faut dire toutefois que le reste de motilité volontaire sera bien moins manifeste que dans le cas d'hémisection faite dans la région cervicale. Si le résultat est différent lorsque l'hémisection a été pratiquée juste au-dessus de l'origine des nerfs lombaires, cela s'explique vraisemblablement par la disposition des fibres de ces nerfs; dans ce dernier cas, celles de ces fibres qui s'entrecroisent, subissent leur décussation plus ou moins loin en avant du lieu où l'on a fait l'hémisection.

En laissant de côté pour un moment les résultats obtenus par MM. Brown-Séquard, Schiff, Van Kempen, on constate qu'il y a le désaccord le plus complet entre les anatomistes et les physiologistes, relativement à l'entrecroisement des faisceaux antérieurs. En effet, les anatomistes, MM. Kölliker, de Lenhossek et autres, soutiennent que les faisceaux antérieurs et les racines antérieures s'entrecroisent en partie dans la commissure antérieure; et les physiologistes repoussent, d'une manière à peu près unanime, l'existence d'une transmission croisée des incitations motrices. Ici les anatomistes sont sur un terrain solide; il s'agit de quelque chose d'assez facile à constater, et rien n'est plus vrai que le fait qu'ils avancent, au-moins pour les faisceaux antérieurs. Les physiologistes ont-ils raison aussi?

On peut évidemment se poser cette question, car il pourrait se faire que ces fibres entrecroisées servissent à autre chose qu'à la transmission des excitations motrices. Eh bien, non. Elles jouent très-probablement un rôle dans la transmission; et il y aurait réellement ainsi transmission croisée en partie.

Les expériences que nous venons de mentionner nous autoriseraient déjà à admettre ce mode de transmission. D'autre part, nous avons institué des expériences qui ne laissent presque aucun doute sur la réalité de la transmission partiellement croisée des excitations motrices. Rappelez-vous l'expérience que j'ai faite devant vous dans la dernière leçon, et qui était destinée à prouver que les faisceaux antéro-latéraux possèdent par eux-mêmes de la motricité. Je mets la moelle à nu sur un Chien ou sur un Lapin, au niveau de la région dorso-lombaire, dans une longueur de plusieurs centimètres. Je sectionne toutes les racines nerveuses naissant de cette région de la moelle, et je la coupe en travers, en avant de la partie mise à nu, puis j'enlève les faisceaux postérieurs dans toute cette étendue. Supposons l'opération pratiquée sur un Chien. On a ainsi enlevé les faisceaux postérieurs sur une longueur de 6 à 8 centimètres. On détache encore des faisceaux antérieurs la plus grande partie des faisceaux latéraux. Il ne reste plus alors que les faisceaux antérieurs, une petite partie des faisceaux latéraux et des débris de la substance grise. Vous savez maintenant que si l'on pince les faisceaux antérieurs ainsi préparés très-près de leur bout libre, c'est-à-dire du lieu où a été faite préalablement la section transversale de la moelle, on détermine des contractions dans les muscles des membres postérieurs. Mais nous ne nous en tenons pas là. Nous séparons l'un de l'autre les deux

faisceaux antérieurs, dans toute la longueur de la région mise en expérience. Cette séparation est très-facile à faire: il suffit pour cela de renverser les faisceaux de manière à avoir sous les yeux le sillon antérieur de la moelle. On peut alors suivre très-exactement ce sillon avec les ciseaux qui servent à l'opération. Pinçons maintenant un des faisceaux antérieurs auprès de son extrémité libre. Il est clair que, s'il n'y avait pas de croisement, nous devrions obtenir du mouvement seulement dans le membre du même côté. Or, il n'en est rien : il y a dans le membre correspondant au faisceau antéro-latéral excité un mouvement considérable; mais il y a aussi un mouvement, quoique très-faible, dans le membre du côté opposé. J'ai fait plusieurs fois cette expérience, et le résultat a toujours été tel que je vous l'indique. Il y a donc transmission croisée en partie pour les excitations motrices. L'anatomie et la physiologie sont d'accord. Il y a entrecroisement d'une partie des faisceaux antérieurs dans toute la longueur de la moelle : la portion de ces faisceaux, qui suit une marche directe, l'emporte de beaucoup sur celle qui subit une décussation. L'entrecroisement que présentent les pyramides antérieures du bulbe rachidien n'est que le commencement, en quelque sorte, de ce qui a lieu d'une façon bien moins prononcée dans le reste de la moelle. Il semble bien que l'on est autorisé à conclure que la transmission des excitations motrices se fait dans toute la longueur de la moelle épinière d'une façon surtout directe, mais partiellement croisée, et que ce croisement, ayant lieu dans toute la longueur de la moelle, a sans doute, en définitive, une importance assez grande.

On pourrait toutefois contester la justesse de notre in-

terprétation et chercher à expliquer le fait par l'influence seule des commissures de la moelle. L'excitation d'un des faisceaux antérieurs est conduite dans la corne correspondante de la substance grise ; mais arrivée là, elle ne resterait pas confinée dans cette moitié de la moelle : grâce aux commissures, elle passerait en partie dans l'autre moitié et mettrait en activité un certain nombre d'éléments moteurs naissant de ce côté.

B. *Excitations centripètes.* — Déjà Van Deen et M. Stilling avaient fait une expérience qui pouvait être considérée comme démontrant l'entrecroisement des éléments conducteurs des impressions. Après une hémisection de la moelle, ils avaient constaté que la sensibilité était conservée dans le membre postérieur du côté correspondant. M. Brown-Séquard refait cette expérience, et il constate : 1° qu'il y a conservation et même exagération de la sensibilité du côté correspondant à la section ; 2° qu'il y a diminution de la sensibilité du côté opposé. Des expériences du même genre furent faites par M. Ludwig Türck (1851) sur des Grenouilles, et il arriva au même résultat. Je crois devoir vous indiquer quel était le moyen de constatation dont il se servait : il employait l'eau acidulée avec l'acide sulfurique ou acétique, et pouvait ainsi avec certitude soumettre successivement les deux membres postérieurs de l'animal à une excitation rigoureusement égale.

Je place sous vos yeux des animaux chez lesquels on a pratiqué une section de la moitié de la moelle. Ce Lapin, qui a eu la moitié droite coupée, remue mieux le membre gauche que le membre droit ; mais vous voyez aussi que la sensibilité est plus intense du côté correspondant à la section de la moelle que du côté opposé. Voici, d'autre part, un

Cochon d'Inde. Nous avons fait une section du côté gauche, et vous pouvez constater que la sensibilité persiste encore du côté droit, mais qu'elle est beaucoup plus apparente du côté gauche. Il en est de même, mais en sens inverse, chez ce Rat, chez lequel l'hémisection est à droite, et de même aussi chez ce Pigeon.

Jusqu'à M. Brown-Séquard, on n'avait pas décrit d'entrecroisement anatomique entre les éléments sensitifs de la moelle. Depuis les expériences de ce physiologiste, MM. Clarke, de Lenhossek, Dean, ont cru voir ces entrecroisements, qui d'ailleurs existent peut-être ; mais il faut se défier de l'anatomie faite pour appuyer des résultats expérimentaux qui n'ont pas encore toute la certitude désirable.

Les résultats de M. Brown-Séquard furent attaqués par M. Chauveau et par M. de Bezold, qui firent des expériences sur des Pigeons, des Chevaux et d'autres animaux. M. Brown-Séquard me paraît avoir réfuté victorieusement la plupart de leurs objections.

A quelle opinion nous arrêterons-nous donc ? Je pense que, s'il y a entrecroisement, il est très-incomplet. Les phénomènes d'hyperesthésie si intéressants qui suivent l'hémisection de la moelle, M. Brown-Séquard les a observés même après la section d'un seul cordon postérieur. Non-seulement alors il y a hyperesthésie dans toute l'étendue du membre postérieur du côté correspondant ; mais encore, ce qu'il faut bien remarquer, il y a en même temps diminution de la sensibilité dans le membre du côté opposé. J'ai fait cette expérience, et je puis certifier qu'elle donne bien ce résultat. Il suffit de piquer, sur un Cochon d'Inde, une des moitiés de la moelle, avec une épingle, soit en faisant la piqûre au niveau d'un

cordon postérieur, soit même en la faisant dehors de ce cordon, pour observer le double effet que je viens d'indiquer.

Ces expériences semblent démontrer qu'il y a une sorte de balancement physiologique entre les deux moitiés de la moelle, l'hyperesthésie produite par l'irritation d'un côté s'accompagnant d'anesthésie de l'autre côté. Il semble que, lorsqu'il y a excitation d'un côté, il y ait dépression de l'autre côté. L'hyperesthésie déterminée par les lésions de la moelle attend d'ailleurs encore une explication plausible. Elle est accompagnée d'ordinaire d'une exaltation très-prononcée de l'excitabilité réflexe des parties de la moelle situées en arrière du point lésé, et ces deux phénomènes concomitants doivent sans doute se rattacher à une seule et même cause. En tout cas, les expériences sont loin de prouver qu'il y ait un entrecroisement complet entre les éléments chargés de transmettre les impressions sensitives venues des deux moitiés du corps ; et c'est du reste une opinion qui déjà a été émise par d'autres physiologistes, parmi lesquels je citerai M. Oré. Peut-être même cet entrecroisement est-il au plus égal à celui des faisceaux antérieurs. En quelque endroit que l'on fasse l'hémisection, on n'obtient pas d'ordinaire l'anesthésie complète du membre opposé, même alors que l'hémisection empiète très-notablement sur l'autre moitié de la moelle. Nous avons constaté ce résultat dans de nombreuses expériences faites sur des Chiens. Une des expériences sur lesquelles on s'est appuyé pour chercher à démontrer que les éléments conducteurs de la sensibilité s'entrecroisent dans la moelle épinière, consiste dans la division de cet organe en deux moitiés latérales, par une section

longitudinale faite dans une région déterminée, en suivant le sillon médian postérieur. On produirait ainsi, dit-on, une paralysie de la sensibilité dans les parties qui reçoivent leurs nerfs, soit de cette région de la moelle, soit des régions situées en arrière de celle-ci. Mais je ne saurais reconnaître une valeur décisive à cette expérience ; car, quoi qu'on ait avancé à cet égard, elle n'abolit pas toujours la sensibilité, et, lorsqu'elle l'abolit, elle me paraît, au moins chez les Batraciens, abolir en même temps la motilité volontaire de ces mêmes régions.

Comme nous l'avons dit, nous pensons, avec la plupart des physiologistes modernes, que les excitations centripètes se propagent dans la moelle au moyen de la substance grise. Elles peuvent passer par l'une ou par l'autre moitié presque indifféremment, peut-être par les deux à la fois. En tout cas, lorsque la route est barrée dans une des moitiés, la propagation se poursuit par l'autre. Elle peut ainsi traverser deux obstacles constitués par deux sections faites, l'une sur une moitié, l'autre sur l'autre moitié, pourvu que ces deux hémisections soient à une certaine distance l'une de l'autre. Ce résultat a été indiqué dans une expérience de Van Deen, expérience que j'ai faite aussi, il y a déjà longtemps, sans savoir qu'il l'eût déjà pratiquée. Voici en quoi elle consiste : je vais la répéter devant vous. On coupe la moitié droite de la moelle épinière d'une Grenouille au-dessus de l'origine des nerfs du membre postérieur correspondant, puis on coupe la moitié gauche un peu en arrière des nerfs brachiaux. Si l'on pince les doigts du membre antérieur gauche, on détermine, comme vous le voyez, des contractions dans tous les membres, même dans le membre postérieur droit. Je pince maintenant ce dernier membre,

et vous voyez un mouvement se produire dans tous les membres. Pour rendre encore plus manifeste ce résultat, j'empoisonne l'animal avec la strychnine, et je me mets ensuite dans des conditions telles, que la transmission de l'excitation ne puisse se propager que par la moelle épinière : j'observe encore les mêmes effets.

Cette expérience a une importance capitale, relativement à la transmission des impressions sensitives dans la moelle épinière. Il est clair que, si l'entrecroisement des fibres centripètes était complet ou presque complet, deux hémisections portant sur les deux moitiés opposées de la moelle à une certaine distance l'une de l'autre devraient inévitablement rendre impossible toute propagation des excitations venues de la périphérie, de la partie postérieure de la moelle vers la partie antérieure. M. Brown-Séquard avait bien compris l'importance de cette expérience, car il l'avait faite aussi et sur des Mammifères ; mais il n'en a pas tiré la même conséquence que Van Deen. Et cependant il avait vu à peu près les mêmes effets : ayant pratiqué deux hémisections sur les moitiés opposées de la moelle, à quelques centimètres d'intervalle, il constata que la sensibilité n'augmente pas du côté de la seconde section faite en avant de l'autre, et que la sensibilité est presque entièrement perdue du côté de la première hémisection. Il y avait donc encore un léger degré de sensibilité de ce dernier côté : comment expliquer ce reste de sensibilité, s'il y a un entrecroisement complet? J'ai répété cette expérience sur des Chiens, mais en laissant un plus grand intervalle entre les deux hémisections. L'une des hémisections était faite à la partie postérieure de la région dorsale ; l'autre, à la région cervicale, vers la troisième ou quatrième vertèbre.

Or, voici ce qu'on observait dans ces conditions. Après la première hémisection, faite, je suppose, du côté droit, il y avait hyperesthésie dans le membre postérieur droit, et peut-être légère diminution de la sensibilité dans le membre du côté gauche ; la seconde hémisection, faite du côté gauche à la région cervicale, plusieurs heures après la précédente, faisait disparaître l'hyperesthésie dans le membre postérieur droit, et était suivie d'une augmentation très-manifeste de la sensibilité du membre antérieur gauche. Mais ce qu'il faut bien noter, c'est que les deux membres postérieurs, après cette double opération, restaient très-manifestement sensibles. Nous pouvons donc le dire encore : l'entrecroisement des éléments chargés de la transmission des impressions sensitives, s'il existe, est très-incomplet, et, comme le pensent M. Stilling et d'autres physiologistes, cette transmission semble n'avoir pas de route absolument tracée d'avance, et pouvoir s'effectuer d'une façon indifférente, dans tous les sens, par la substance grise, à condition toutefois que la continuité de cette substance ne soit nulle part entièrement interrompue.

Tels sont, pour le mécanisme de l'activité de la moelle, les faits dignes d'attention que je voulais vous faire connaître. Je parlerai plus tard de la transmission des impressions et des excitations motrices chez les Invertébrés, et surtout chez les Annelés.

DIX-HUITIÈME LEÇON.

16 juillet 1864.

PHÉNOMÈNES RÉFLEXES.

Qu'est-ce qu'un phénomène réflexe? — Prochaska, Legallois, M. Flourens, Marshall-Hall, Müller. — Classification des mouvements réflexes. — La moelle épinière est l'organe de la dispersion des irritations.

Nous devons maintenant pénétrer plus avant dans la physiologie de la moelle, et l'envisager au point de vue des fonctions qu'elle remplit comme centre nerveux. L'étude de ce centre nerveux nous amène à nous occuper d'une classe de phénomènes extrêmement importants, vu le rôle immense qu'ils jouent dans la vie de l'animal. Ce sont les *phénomènes réflexes*. C'est en cherchant à bien nous rendre compte de ces phénomènes que nous pourrons commencer à nous former une idée du mécanisme de l'action des centres nerveux. Ce sont là en effet les manifestations les plus simples de l'activité des parties centrales du système nerveux.

Jusque dans ces derniers temps, on avait cru que le myélencéphale était l'organe indispensable de toutes les actions réflexes, mais de récentes expériences de M. Claude

Bernard ont démontré que les ganglions du système nerveux sympathique peuvent être, d'une façon indépendante, le point de départ de phénomènes réflexes.

Nous nous occuperons ici exclusivement des phénomènes réflexes dus à l'activité de la moelle épinière.

Dans l'acception la plus rigoureuse du mot, un phénomène réflexe est un mouvement provoqué dans une partie du corps par une excitation venue de cette partie et agissant par l'intermédiaire d'un centre nerveux autre que le cerveau proprement dit, et, par conséquent, sans intervention de la volonté. Il peut y avoir des actes réflexes dans lesquels le cerveau joue un certain rôle; mais ce sont des phénomènes réflexes avec *sensation* consciente, et, dans ces cas, le rôle du cerveau n'est qu'accessoire: la sensation est surajoutée. Je vous citerai comme exemple le clignement de la paupière lorsqu'on approche rapidement le doigt de l'œil. On peut provoquer ce mouvement lorsque le cerveau est intact, mais on l'observe aussi lorsqu'il est profondément altéré.

Voici une Grenouille à laquelle on a enlevé la tête et les viscères. Je pince une patte à son extrémité et le membre est retiré, puis l'animal rentre dans le repos. C'est là un type d'action réflexe produite par la moelle épinière; c'est une excitation centripète qui se propage de la périphérie vers le centre jusqu'à la moelle épinière, et qui donne lieu à une excitation centrifuge venant en sens inverse, récurrent, réflexe, de la moelle vers les muscles de la partie excitée.

Par extension du mot, on a donné le même nom à des phénomènes qui ne sont pas littéralement réflexes, mais qui se produisent par le même mécanisme. Si, en effet, je pince un peu plus fort la patte de la Grenouille, vous

voyez qu'il y a mouvement non-seulement dans le membre que j'ai excité, mais aussi dans le membre opposé : nous étudierons plus tard ces détails, voyons d'abord en quelques mots l'historique de la question.

C'est Prochaska, le premier, qui a établi l'existence de ces mouvements, dans un mémoire publié à Prague en 1784. Le chapitre où il parle de ces phénomènes porte le titre suivant : *Quid sensorium commune, quæ ejus munia, quæ sedes?* Les droits de priorité de ce physiologiste sont maintenant établis d'une façon indiscutable, surtout depuis les travaux de M. Longet sur ce sujet. Prochaska, le premier, a donné une description assez étendue de ces phénomènes réflexes et les appelle *phénomènes de réflexion des impressions sensitives en impressions motrices* (*impressionum sensoriarum in motorias reflexio*). Il cite dans ce chapitre un grand nombre des actions réflexes que l'on a depuis étudiées de nouveau. Il donne l'exemple bien connu de la Grenouille décapitée qui, excitée par une piqûre, retire le membre irrité, et qui, de plus, rampe, saute, par suite de l'action synergique des nerfs sensitifs et moteurs, action qui a son siége dans la moelle épinière. Il montre que c'est à un mécanisme de même genre qu'il faut rapporter beaucoup d'autres phénomènes, tels que l'occlusion des paupières, qui a lieu lorsqu'on approche subitement un objet de l'œil ; l'éternument consécutif à l'excitation de la membrane pituitaire ; la toux provoquée par des parcelles d'aliments ou une goutte de liquide tombée dans la trachée ; le vomissement provoqué par la titillation du pharynx, et même le deuxième temps de la déglutition déterminé par l'arrivée du bol alimentaire au niveau de l'isthme du gosier.

Assez longtemps après Prochaska, Legallois (1812) fut amené à étudier les actions réflexes, par ses recherches relatives à l'influence du bulbe rachidien et de la moelle épinière sur la respiration. Il vit que, si l'on divise la moelle épinière, par des sections transversales, en plusieurs tronçons, chacun de ces tronçons devient un centre de mouvements réflexes pour les diverses parties du tronc ou pour les membres avec lesquels il est en relation par les nerfs auxquels il donne naissance. Legallois a nettement établi les attributs de tous ces centres d'innervation qu'il créait, pour ainsi dire, par de nombreuses expériences sur des Tritons, sur des Grenouilles et sur des Mammifères. « La vie du tronc, dit-il, dépend en général de la moelle épinière, mais celle de chaque partie dépend spécialement de la portion de cette moelle dont elle reçoit des nerfs, en sorte qu'en détruisant une certaine étendue de la moelle épinière, on ne frappe de mort que les parties qui reçoivent leurs nerfs de la moelle détruite. » De plus, Legallois avait bien reconnu que, des deux substances qui constituent la moelle épinière, c'est la substance grise qui est la source des actions réflexes.

Les idées de Prochaska et de Legallois trouvèrent une confirmation dans les observations faites par Lallemand, de Montpellier (1818), sur des fœtus anencéphales, qui criaient et qui suçaient le doigt qu'on mettait entre leurs lèvres; et, dans un cas remarquable, Beyer (1830), ayant été obligé de briser la tête d'un fœtus pour terminer un accouchement, et ayant ainsi vidé complétement le crâne, vit ce fœtus, quelques minutes après l'accouchement, pousser un cri, respirer et agiter les pieds et les mains.

L'honneur de la découverte des mouvements réflexes

revient donc à Prochaska surtout et à Legallois ; mais je dois ajouter qu'aucun auteur n'a tant insisté que M. Flourens sur les centres distincts qu'on peut créer par l'expérience. Nous trouvons encore des faits semblables à ceux qu'avait signalés Legallois, et des interprétations pareilles à celles qu'il en avait données dans les travaux de M. Calmeil et d'Herbert-Mayo (1823). Ici je dois vous rappeler un fait des plus intéressants, découvert par Herbert-Mayo. Vous savez que lorsqu'on expose l'œil à une vive lumière, il y a contraction de l'iris et resserrement de la pupille : Herbert-Mayo montra que c'était par le fait d'une action réflexe ; car, après la section du nerf optique, la lumière ne produit plus aucun effet de ce genre ; et, d'autre part, on peut encore déterminer alors une constriction de la pupille, si l'on excite d'une façon quelconque le bout central du nerf optique.

On voit que les phénomènes réflexes avaient déjà été étudiés avant les travaux de Marshall-Hall et de J. Müller (1833). Mais ils n'avaient pas encore pris rang dans l'enseignement classique de la physiologie, et même on peut dire que l'on n'avait pas encore une idée bien nette de leur importance avant ces deux auteurs. Ce sont eux qui ont fait voir toute l'étendue du rôle que jouent ces phénomènes dans la vie des animaux. Marshall-Hall surtout a consacré la plus grande partie de ses recherches à approfondir ce sujet. Aujourd'hui l'étude des phénomènes réflexes tient une place considérable dans la physiologie du système nerveux; et, par les applications qu'elle en a faites, la pathologie s'est enrichie de données théoriques très-précieuses. Je ne me propose pas de vous énumérer tous les phénomènes qui font partie de la classe des actions réflexes ;

je ne puis pas entrer dans de grands détails. Je dois seulement vous citer quelques exemples, en prenant pour guide l'excellente classification de M. Longet.

Il divise les mouvements réflexes suivant les muscles excités. On établit ainsi une première division : A. les *mouvements réflexes des muscles de la vie animale;* B. les *mouvements réflexes des muscles de la vie organique*. Dans chacun des groupes de cette première division on peut tracer une subdivision très-nette, d'après la source des irritations. En effet, les nerfs qui produisent les mouvements réflexes peuvent appartenir, soit à la vie animale, soit à la vie organique. Nous avons donc d'abord, dans le premier groupe :

a. *Des mouvements réflexes des muscles de la vie animale succédant à l'irritation des nerfs sensitifs céphalo-rachidiens.*

Ce sont les faits les plus simples et les plus connus parmi les actions réflexes. Voici un Triton divisé en plusieurs tronçons. Je pince l'extrémité de la queue, et vous voyez aussitôt tout le tronçon terminé par la queue entrer en mouvement.

Sur cette Tortue décapitée, je pince une patte postérieure, et la Tortue retire sous sa carapace non-seulement la patte irritée, mais même aussi la patte du côté opposé. Vous avez déjà vu des mouvements du même genre sur une Grenouille décapitée. Voici, d'autre part, une Anguille qui est partagée en plusieurs segments, et vous pouvez voir que chaque segment se meut dès qu'on excite la peau qui le recouvre.

Toutes ces actions réflexes s'expliquent de la même façon. J'excite des nerfs sensitifs : l'excitation se propage par ces nerfs jusqu'à la substance grise de la moelle épinière; cette substance grise est mise ainsi en activité et met en jeu, à son tour, les fibres motrices avec lesquelles elle est en rapport. Les fibres motrices transmettent l'excitation aux

muscles auxquels elles se rendent, et il y a un mouvement produit. La moelle épinière est l'intermédiaire obligé de ces actions réflexes. Nous n'avons qu'à détruire la moelle épinière dans l'un quelconque de ces segments que nous avons sous les yeux, et immédiatement toute action réflexe va devenir impossible. Il en serait absolument de même, si nous nous bornions à détruire la substance grise, puisque c'est dans cette substance exclusivement que se fait la transformation d'impressions sensitives en excitations motrices. Ai-je besoin de dire que l'on abolirait encore toute possibilité d'action réflexe, en coupant soit les nerfs sensitifs, soit les nerfs moteurs. Il y a là des sortes d'anses formées de deux chefs unis par la substance grise de la moelle épinière. L'un des chefs est constitué par les fibres sensitives, l'autre par les fibres motrices, et les actions réflexes ne sont possibles qu'à la condition que toutes les parties constituantes des anses soient en parfaite continuité les unes avec les autres. Une interruption, quel que soit l'endroit où elle est faite, abolit aussitôt les actions réflexes qui se font par l'anse intéressée.

Chez les animaux possédant encore leur encéphale, les actions réflexes sont moins faciles à étudier, parce qu'il s'y mêle presque constamment des phénomènes encéphaliques, sensitifs et volontaires. Cependant il est encore un bon nombre de mouvements qui ont lieu sans l'intervention de la volonté, ou même quelquefois en dépit de la volonté. Nous avons déjà indiqué la toux qui survient à la suite de l'irritation de la glotte par une goutte de liquide ou une parcelle d'aliment ; l'éternument qui succède à l'irritation de la membrane muqueuse des fosses nasales; la déglutition, le vomissement, etc. J'ajouterai le rappel des mouvements

respiratoires par l'aspersion de l'eau froide sur la face ; les contractions spasmodiques des muscles de la cage thoracique par l'affusion d'eau froide sur la poitrine ; l'occlusion des paupières produite par un bruit violent et soudain ; les mouvements des membres inférieurs sous l'influence du chatouillement de la plante des pieds, etc. Le pincement de la patte postérieure d'une Grenouille, d'un côté, a pour effet, d'après J. Müller, d'arrêter le cœur lymphatique postérieur du même côté. J'ai vu souvent, lorsque, dans certaines conditions, les mouvements des cœurs lymphatiques étaient arrêtés ou très-ralentis et affaiblis, le pincement d'une partie quelconque du corps, mais surtout des doigts, ranimer ou activer ces mouvements.

Occupons-nous maintenant du deuxième groupe de cette première classe.

b. *Des mouvements réflexes des muscles de la vie animale provoqués par une irritation des nerfs du grand sympathique.*

Des irritations portant sur le système du grand sympathique peuvent se transmettre, par l'intermédiaire de la moelle, à des muscles animés par le système céphalo-rachidien. C'est ainsi que doivent être expliquées les convulsions qui chez les enfants suivent les irritations du canal intestinal ; c'est ainsi que l'éclampsie peut se montrer dès le début du travail de l'accouchement. J. Müller dit avoir déterminé des mouvements dans les muscles abdominaux, chez des Lapins, en pinçant le grand sympathique près des capsules surrénales. Volkmann a observé, chez des Grenouilles décapitées, des mouvements des membres, sous l'influence de l'excitation du canal intestinal. Si l'on fait l'expérience de Volkmann après avoir empoisonné l'animal avec de la

strychnine, on obtient des résultats bien plus évidents encore.

Les mouvements réflexes que nous venons de mentionner cessent complétement si l'on vient à détruire la moelle épinière, ce qui prouve que c'est en effet l'organe de réflexion, dans ces cas comme dans les autres.

B. Nous arrivons à la deuxième classe, aux *mouvements des muscles de la vie organique.*

a. Voyons d'abord les *mouvements des muscles de la vie organique provoqués par les nerfs sensitifs céphalo-rachidiens.* On sait que la sécrétion des larmes s'exagère sous l'influence d'une irritation de la conjonctive ou de la membrane muqueuse des fosses nasales. L'augmentation de la sécrétion de cette dernière membrane elle-même, sous la même influence, appartient à cette catégorie d'actions réflexes. Il faut rapprocher de ce dernier fait l'afflux de la salive, qui a lieu lors de l'introduction d'un corps étranger, et surtout d'une substance sapide, dans la bouche. Dans des cas de fistule gastrique, on a vu le suc gastrique être versé en abondance dans l'intérieur de l'estomac, au moment où les aliments franchissaient l'isthme du gosier. Signalons aussi la dilatation des vaisseaux, qui a lieu par un phénomène réflexe dans une partie du corps soumise à une vive irritation. Ainsi la membrane conjonctive se congestionne lorsqu'un corps étranger est introduit entre les paupières. On pourrait citer encore nombre d'exemples de phénomènes réflexes de cet ordre ; mais il faut nous borner à en mentionner seulement encore quelques-uns. « La contraction des vésicules séminales succède à l'excitation des nerfs du pénis » (Longet). On provoque un mouvement des iris, tantôt une contraction, tantôt une dilatation, chez certains animaux de

la classe des Mammifères ou de celle des Oiseaux, en pinçant fortement la peau d'une partie quelconque du corps; et des modifications des battements du cœur peuvent être déterminées de la même manière. Il est vrai que pour ce dernier exemple, la modification se produit le plus souvent par l'intermédiaire des nerfs pneumogastriques, et qu'alors le phénomène ne rentre plus dans le groupe d'actions réflexes dont nous parlons en ce moment.

b. Enfin, dans la seconde subdivision du deuxième groupe, il s'agit des *mouvements des muscles de la vie organique provoqués par l'irritation des nerfs du grand sympathique*. Ici tout se passe dans le domaine de la vie organique; et, pour vous citer les exemples les plus simples, je vous rappelle que l'on observe dans certaines affections des intestins, et surtout sous l'influence de l'irritation produite par les Helminthes, des changements de diamètre de la pupille. Pendant la digestion, tous les produits de sécrétion qui sont versés dans les différentes parties du canal intestinal affluent par suite d'actions réflexes, déterminées par le contact des matières alimentaires. Chez des Grenouilles décapitées, le pincement d'un point des intestins amène des contractions dans toute leur étendue, tandis que, d'après Volkmann, lorsqu'on détruit la moelle, on n'obtiendrait de contractions que dans le point où l'on produit l'excitation. Mais l'expérience ne donne pas exactement le résultat indiqué par Volkmann. Lorsque le canal intestinal est séparé du corps de l'animal, on n'observe pas des contractions exclusivement dans le point irrité; le mouvement se propage encore aux régions voisines. Toutefois il ne faudrait pas en conclure que le mouvement excité se propage ainsi sans intervention

d'aucune action réflexe, car on sait maintenant, par les recherches de Meissner et d'Auerbach, qu'il y a une grande quantité de cellules nerveuses entre les tuniques des intestins, et ce seraient ces cellules qui serviraient de centres d'action réflexe dans le cas dont il s'agit. L'intestin porterait donc en lui-même son centre d'action réflexe, comme le cœur, qui possède des cellules analogues, formant les ganglions dits ganglions de Remak.

Voici les principaux chefs auxquels on peut rattacher les diverses sortes de mouvements réflexes. Analysons maintenant ces phénomènes qui paraissent bien différents les uns des autres.

Le mouvement réflexe le plus simple est, comme je vous l'ai dit, celui qui se borne à la partie d'où est venue l'excitation. Je pince la patte d'une Grenouille privée de cerveau, et l'animal retire sa patte. C'est là ce qui arrive lorsque l'excitation n'est ni très-forte, ni très-soutenue, et l'on s'explique facilement ce résultat. Supposons, ce qui d'ailleurs est certain, que les nerfs sensitifs d'une partie du corps soient en relation assez étroite, par l'intermédiaire de la substance grise de la moelle, avec les nerfs moteurs de cette partie ; la stimulation des nerfs sensitifs se transmettra très-facilement aux nerfs moteurs correspondants, et il y aura un mouvement borné au membre sur lequel a porté l'excitation.

Mais déjà ce phénomène réflexe n'est pas aussi simple qu'il le paraît au premier abord. Il y a une irradiation de l'excitation dans la substance grise de la moelle, car le nombre des fibres motrices mises en jeu l'emporte certainement sur celui des fibres sensitives excitées. Il est bien

évident, en effet, qu'il en est ainsi lorsque tout le membre postérieur se retire brusquement sous l'influence de l'irritation d'un seul orteil.

Passons à un phénomène plus complexe. Si l'excitation a été plus forte, il y aura influence sur les deux moitiés de la moelle et réaction réflexe des deux côtés. Ainsi, je pince assez fortement l'un des doigts de cette Grenouille; l'excitation est portée par les nerfs sensitifs à la moitié correspondante de la moelle, puis traverse la commissure, se propage à l'autre moitié de la substance grise ; les nerfs moteurs des deux côtés sont mis en jeu par la réaction de la substance grise, et il y a mouvement simultané des deux membres postérieurs.

Mais on observe des phénomènes encore plus remarquables : si l'excitation est très-forte, l'irradiation sera plus étendue et les réactions motrices porteront sur un nombre de nerfs plus grand encore. Ainsi, sur cette Grenouille décapitée, je presse très-fortement, entre les mors d'une pince, un doigt d'une des pattes postérieures : nous voyons aussitôt un mouvement des quatre membres, aussi bien des membres antérieurs que des membres postérieurs. Il s'est fait une irradiation de l'irritation dans la plus grande partie de l'étendue de la moelle, et la réaction s'est produite par tous les nerfs qui naissent de ce centre nerveux.

C'est ce que M. Flourens avait bien observé, et c'est ce qui l'avait conduit à dire que la moelle est l'*organe de la dispersion des irritations*.

Il peut encore se faire qu'on observe une réaction réflexe très-étendue, sans que l'excitation centripète ait été bien énergique, et je vous cite comme exemples les violents accès de toux, pouvant amener la suffocation, qui se manifes-

tent lorsqu'une particule d'aliment s'engage dans la portion sus-glottique du larynx.

Par quelle voie se fait cette propagation des irritations excito-motrices? Nous sommes ramenés à une question analogue à celle que nous avons déjà traitée à propos de la sensibilité, et nous pouvons répondre que la transmission se fait par la substance grise, et par n'importe quelle partie de la substance grise. C'est là le résultat auquel amènent les expériences si variées de Van Deen, de Volkmann et de M. Brown-Séquard. Tout ce que nous avons dit de la sensibilité s'applique aux actions réflexes. Ainsi, il est bien certain que la propagation se fait par la substance grise. La section des cordons blancs de la moelle n'empêche pas cette propagation ; et la destruction de toute la substance grise dans un point limité de la moelle, en avant de la région d'où naissent les nerfs excités, la rend au contraire tout à fait impossible. Il n'est pas nécessaire d'ailleurs que la substance grise soit complétement intacte, pour que la transmission des excitations des nerfs d'un côté se fasse dans la moitié opposée de la moelle. On voit les excitations d'un côté se propager à toute la moelle et provoquer des mouvements plus ou moins généraux de réaction, alors même que la substance grise a été détruite dans presque toute sa largeur en un point déterminé du corps. Je vous rappelle l'expérience de Van Deen, que j'ai répétée devant vous, et dans laquelle on obtient encore des mouvements des quatre membres, chez une Grenouille, en excitant un seul de ces membres, après avoir fait deux hémisections de la moelle à une assez grande distance l'une de l'autre, et portant, l'une sur la moitié droite, l'autre sur la moitié gauche de l'organe.

Il n'y a pas de bien grandes difficultés théoriques pour comprendre comment la dispersion des irritations excito-motrices peut avoir lieu encore, malgré de pareilles lésions de la moelle ; mais il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de la sensibilité. Et cependant les choses se passent encore de même. L'animal sent encore l'irritation que l'on fait subir à un point limité du corps, à un orteil par exemple, alors que la moelle a été soumise à l'opération que je viens d'indiquer. Des expériences très-intéressantes de M. Brown-Séquard montrent très-bien aussi que la transmission des excitations douloureuses peut se faire alors même que l'on n'a laissé dans un point qu'une petite partie de la substance grise. Sur un Chien, il fait une section incomplète de la moelle, dans une direction perpendiculaire à l'axe de l'organe, et du côté droit vers le côté gauche : cette section n'a, je suppose, que 2 millimètres de profondeur et est pratiquée vers la partie antérieure de la région lombaire ; les deux membres postérieurs conservent leur sensibilité. Par de nouvelles incisions successives, on rend la section de plus en plus profonde, de façon à empiéter de plus en plus d'abord sur les faisceaux blancs, puis sur la substance grise, et l'on constate que les membres postérieurs sont encore sensibles, même lorsqu'on a divisé plus de la moitié de la substance grise. En effet, si l'on irrite alors un des membres postérieurs, non-seulement il y a de l'agitation générale et des cris, mais on voit même l'animal se retourner vers le membre irrité pour chercher à se défendre. M. Brown-Séquard refait une expérience analogue sur un autre Chien ; mais, cette fois, les sections, perpendiculaires encore à l'axe de la moelle épinière, sont pratiquées de la face supérieure vers la face inférieure, et l'on n'arrive à ne laisser que les cornes

antérieures de la substance grise avec les faisceaux antérieurs et une petite portion des faisceaux latéraux. Le résultat est le même : les deux membres postérieurs conservent leur sensibilité. Elle diminue et disparaît au même moment, dans tous les points de la surface et de la profondeur des deux membres, lorsque la lésion devient de plus en plus considérable.

Dans la première expérience, d'après M. Brown-Séquard, lorsque l'hémisection de la moelle a dépassé notablement la ligne médiane, le membre postérieur du côté opposé à la moitié coupée perdrait entièrement sa sensibilité. Mais les expériences que nous avons faites, M. Philipeaux et moi, et dont j'ai déjà parlé, ont donné des résultats différents, et nous ont montré que la sensibilité du membre du côté opposé au côté de l'hémisection de la moelle, tout en paraissant très-diminuée lorsque l'hémisection a dépassé la ligne médiane, n'y disparaît cependant pas, du moins chez le Chien, avant de disparaître aussi dans le membre du côté correspondant, quelle que soit l'hyperesthésie primitive de ce dernier membre. S'il en est bien ainsi, en rapprochant les deux expériences et en modifiant un peu la conclusion de M. Brown-Séquard, on pourrait dire que chaque portion de la substance grise contient des éléments conducteurs, en rapport avec tous les points des parties animées par les nerfs qui naissent en arrière du lieu de l'opération.

Cette manière de voir rendrait compte évidemment des résultats observés ; mais est-ce la seule explication que l'on puisse en donner ? Avant de chercher quelle autre interprétation on pourrait trouver, il convient, pour bien établir que l'intégrité de toute la substance grise n'est pas

nécessaire à la généralisation des irritations, de citer encore une expérience qui parle dans le même sens que celles de Van Deen et de M. Brown-Séquard. Volkmann séparait les deux moitiés latérales de la moelle l'une de l'autre par une section faite au niveau du sillon médian ; mais la section offrait une courte interruption en un point, de telle sorte qu'il restait entre les deux moitiés de la moelle un pont formé par les commissures blanche et grise. La transmission et la généralisation des irritations d'un point du corps avaient encore lieu.

Faut-il admettre que, dans l'expérience de M. Brown-Séquard, la petite portion de la moelle qu'il laissait, dans quelque région qu'elle fût située, contenait des éléments conducteurs provenant de tous les points de la région du corps située en arrière de la section ? Mais comment se représenter une pareille disposition ? Ne voit-on pas, par l'expérience de Volkmann, jusqu'à quel point il faudrait que les éléments conducteurs provenant de chaque point du corps fussent multipliés, puisque toutes les régions du corps en posséderaient dans le petit pont de substance laissé par l'expérimentateur entre les deux moitiés de la moelle. D'autre part, l'expérience de Van Deen semble rendre peu admissible une interprétation de ce genre. En effet, je suppose que tous les points sensibles d'un des membres postérieurs envoient des éléments conducteurs dans les deux moitiés de la moelle : je coupe une des moitiés de la moelle, la conduction ne peut plus avoir lieu que par les éléments situés dans l'autre moitié, Or, je coupe cette autre moitié à une certaine distance de l'endroit où la première a été coupée ; la sensibilité devrait être abolie, et cependant il n'en est rien. Il est clair qu'il

faudrait au moins modifier l'interprétation dont il s'agit pour rendre compte de ce résultat. Mais ne peut-on pas supposer aussi que la substance grise de la moelle est disposée de telle sorte que les éléments qui restent, après une division incomplète de cette substance, peuvent encore se mettre en communication physiologique les uns avec les autres, dans toute l'étendue de la moelle. Il suffit peut-être que quelques cellules de la substance grise subsistent dans un point donné, pour que toutes celles qui sont en avant de ce point puissent conserver, au moins en partie, les relations fonctionnelles qu'elles entretiennent avec les cellules situées en arrière. Il faut tenir compte aussi, à un certain degré, des fibres commissurales longitudinales situées dans la substance blanche, qui établissent des séries innombrables de communications arciformes entre les diverses régions de la substance grise. Pour le mécanisme de la diffusion des actions réflexes il n'y aurait là rien de bien difficile à comprendre ; mais pour la sensibilité, que d'obscurité ! A priori, il semble que chaque point des parties sensibles du corps devrait être en rapport avec le *sensorium commune*, par des éléments distincts et plus ou moins isolés. Car, autrement, comment concevoir que l'être sentant discerne, démêle le point excité, pour le défendre ou pour le soustraire à la cause irritante? Il est certain que nous sommes là en présence de grandes difficultés. Mais faut-il s'attacher obstinément à une explication physiologique, par cela seul qu'elle est la plus simple? Et la simplicité d'une solution de ce genre ne dépend-elle pas souvent de ce qu'on ne tient pas compte de toutes les données du problème? Pour nous, le mécanisme de la transmission des impressions sensitives, tel qu'on

l'avait admis jusqu'à présent, nous semble devoir être abandonné. L'hypothèse qui avait servi à l'imaginer ne peut plus se soutenir en présence des expériences que nous venons de relater. Nous avouons que nous ne voyons pas nettement quelle autre supposition on pourrait admettre pour expliquer le transport isolé de chaque impression jusqu'aux parties centrales où cette impression se change en sensation distincte, topique et spécifique. Mais il n'en est pas moins démontré, à notre avis, que les impressions se propagent au travers de la substance grise dans toute la longueur de la moelle, alors même que cette substance a été en grande partie interrompue dans un ou deux points de sa longueur, et peut-être même dans un plus grand nombre de points.

On conçoit, d'après ces données nouvelles, comment la sensibilité peut persister dans des parties paralysées, malgré de graves atteintes de la moelle épinière. Pour que la sensibilité soit abolie, il faut en effet que la substance grise soit divisée complétement en travers en un point quelconque de sa longueur. Toute division, toute destruction incomplètes, laissant subsister une petite portion de cette substance entre la partie antérieure et la partie postérieure de la moelle, peuvent laisser survivre plus ou moins complétement la sensibilité.

Je reviens maintenant à ce qui concerne les actions réflexes. Nous avons vu que les extrémités des fibres sensitives ont une excitabilité beaucoup plus vive que celle du tronc des nerfs. Or, cette remarque s'applique tout aussi bien à la physiologie des actions réflexes qu'à celle de la sensibilité. Les expériences qui le démontrent le mieux sont celles que Marshall-Hall a fait connaître et que je

répète devant vous. Voici une Grenouille empoisonnée par la strychnine. Un des membres postérieurs est dépouillé de sa peau, l'autre est intact. Vous voyez qu'en touchant même légèrement le membre encore pourvu de son tégument, on détermine aussitôt un accès convulsif: je touche de la même façon et j'excite même plus fort la surface dépouillée de l'autre membre; il n'y a aucune réaction spasmodique.

Volkmann avait aussi attiré l'attention sur cette différence remarquable qui existe entre le tronc d'un nerf et les extrémités périphériques, relativement à l'aptitude excito-motrice. M. Longet a confirmé ces données par ses propres expériences. Après la section de la moelle à la région dorsale, il a observé que l'excitation d'un point limité de la peau déterminait des mouvements réflexes énergiques dans les deux membres postérieurs, tandis que l'irritation simultanée de plusieurs racines postérieures ne produisait aucun résultat, ou n'en produisait que de peu prononcés. De même il provoquait la toux très-facilement en excitant la membrane muqueuse respiratoire, tandis qu'il n'obtenait rien par l'excitation directe du nerf pneumo-gastrique.

Tout ce qui peut être dit de la fonction des nerfs sensitifs s'applique d'ailleurs de même à leur rôle dans les phénomènes réflexes. Ce sont bien, en effet, les mêmes fibres nerveuses qui sont sensitives et excito-motrices, et il n'y a pas, comme le croyait Marshall-Hall, deux systèmes distincts de fibres nerveuses centripètes, l'un pour la sensibilité et l'autre pour les actions réflexes, pas plus, du reste, que l'on ne peut admettre des fibres nerveuses centrifuges différentes, suivant qu'il s'agit de mouvements volontaires ou de mouvements réflexes.

En résumant ces premières études sur les phénomènes réflexes, nous voyons que l'on peut déjà considérer comme établis les faits généraux qui suivent :

1° Communication facile des excitations centripètes aux fibres motrices naissant dans la partie de la substance grise voisine de celle où viennent se rendre les fibres excitées.

2° Toutefois, même dans les cas les plus simples, tendance à un certain degré de diffusion des irritations excito-motrices.

3° Possibilité d'une dispersion très-étendue : par exemple, mouvement des quatre membres et de tout le corps par l'excitation d'un seul.

4° La substance grise de la moelle est l'organe de la dispersion, de la généralisation des irritations.

Avant d'aller plus loin dans notre examen des fonctions de la moelle, nous devons jeter encore un coup d'œil sur les conditions de production des phénomènes réflexes. Nous avons vu que tout phénomène réflexe exige, pour se manifester, l'intervention de trois organes : 1° un conducteur centripète ; 2° un centre de réaction ; 3° un conducteur centrifuge ; c'est-à-dire des fibres nerveuses sensitives ou excito-motrices, la substance grise de la moelle épinière (ou les éléments ganglionnaires dans les ganglions), et enfin des fibres nerveuses motrices. Comment les excitations centripètes se transforment-elles en excitations centrifuges ? Faut-il admettre avec nombre de physiologistes que la substance grise est douée d'une propriété physiologique particulière, la propriété réflexe ? Qu'est-ce que serait une propriété réflexe de la moelle ? Est-il même permis, si l'on tient à employer un langage rigoureux, d'attribuer une propriété physiologique à la substance grise de la moelle

considérée en masse? Je ne le pense pas, car il me semble que les propriétés physiologiques doivent toujours être regardées comme les attributs des éléments anatomiques, et non des organes. Or, même en modifiant dans ce sens l'emploi du terme *propriété réflexe*, on doit se demander si les éléments anatomiques de la substance grise ont une propriété réflexe. Eh bien! je suis ramené ici à la distinction que j'ai faite à propos des propriétés des fibres musculaires et nerveuses. L'action réflexe des éléments de la substance grise n'est pas leur propriété physiologique; c'est, comme le mot l'indique du reste, l'action physiologique de ces éléments: leur propriété physiologique, c'est-à-dire l'attribut vital qui leur appartient en propre et qui est indépendant de l'effet produit, c'est-à-dire justement de l'action réflexe; c'est la propriété de subir une modification particulière sous l'influence d'une excitation, modification par suite de laquelle ils deviennent aptes à mettre en jeu d'autres éléments avec lesquels ils sont en rapport. Mais on conçoit très-bien que cet effet de leur propre mise en activité pourrait très-bien ne pas avoir lieu, par suite d'altération des fibres nerveuses centrifuges ou des prolongements cellulaires avec lesquels ils sont en rapport; cependant cette mise en activité n'en serait pas moins la suite possible de l'excitation produite par les fibres centripètes, et par conséquent on serait en droit de dire qu'elles ont encore leurs propriétés physiologiques. Que l'on parle d'*actions réflexes*, d'*aptitude*, de *pouvoir*, ou de *fonctions réflexes*, très-bien; mais qu'on ne se serve pas, autant que possible, des mots *propriétés réflexes*, car c'est un abus de langage très-regrettable qui conduit à ne pas se représenter sous son véritable jour la physiologie des éléments des centres nerveux.



DIX-NEUVIÈME LEÇON.

19 juillet 1864.

PHÉNOMÈNES RÉFLEXES.

Mouvements réflexes adaptés à un but. — Influence de la moelle sur la tonicité musculaire. — Activité constante des nerfs et de la moelle épinière.

Il nous faut poursuivre l'étude des phénomènes réflexes. Outre la tendance que les excitations, qui sont transmises à la substance grise de la moelle par les fibres nerveuses centripètes, ont à s'y propager, elles offrent un autre caractère qui est de la plus haute importance dans l'étude physiologique générale du système nerveux central.

Elles tendent en effet à provoquer des réactions appropriées, adaptées, réactions qui semblent concourir d'une façon intentionnelle à atteindre un but déterminé, même lorsque l'animal est privé d'encéphale, et qu'il ne peut plus être question, par conséquent, d'une intervention de la volonté.

C'est là ce qui a engagé certains physiologistes à ad-

mettre dans la moelle un pouvoir analogue à la cause des excitations motrices cérébrales. Les uns, comme Robert Whytt, veulent que les phénomènes dont nous parlons, ces réactions adaptées, appropriées, soient sous l'influence de l'âme. D'autres, avec Prochaska, admettent qu'ils se produisent sous l'influence du principe sensitif, le *sensorium commune*, se prolongeant suivant eux, jusque dans la moelle. Prochaska va même plus loin, et dit : « *La condition générale qui domine la réflexion des impressions sensorielles sur les nerfs moteurs, c'est l'instinct de la conservation individuelle.* D'autres, tels que M. G. Paton, M. Pflüger, en font la dépendance d'un pouvoir *perceptif*, d'un pouvoir *psychique* de la moelle.

Legallois avait été fortement frappé aussi des phénomènes que nous allons examiner, et il avait dit : « La » section de la moelle établit deux centres d'innervation » bien distincts et indépendants l'un de l'autre; on pourrait » même dire deux centres de volonté, si le mouvement que » fait le train de derrière quand on le pince, supposait la » volonté de se soustraire au corps qui le blesse. »

Pour étudier les phénomènes d'adaptation des réactions réflexes, il convient d'instituer les expériences sur les animaux à sang froid, car les résultats sont plus nets chez ces animaux que sur les Vertébrés supérieurs.

Voici le tronçon postérieur d'une Grenouille dont on a enlevé la tête et la partie antérieure de la colonne vertébrale; les nerfs des membres postérieurs sont donc en rapport avec la partie postérieure de la moelle épinière.

Je pince légèrement un doigt d'un de ces membres après l'avoir placé dans l'extension, et j'observe le résultat ordinaire et bien connu, c'est-à-dire un brusque

mouvement du membre, dont tous les segments se fléchissent les uns sur les autres. Ce phénomène, si simple en apparence, est plein d'intérêt, lorsqu'on cherche à en comprendre la signification. Remarquez que ce mouvement de retrait du membre, qui se produit chaque fois que je renouvelle l'excitation, n'est pas un mouvement quelconque, pour ainsi dire : ce n'est pas une réaction indéterminée. Tous les muscles n'entrent pas en contraction ; car s'il en était ainsi, il y aurait extension forcée du membre, comme dans l'empoisonnement par la strychnine ; en effet, chez la Grenouille, la masse des muscles extenseurs l'emporte beaucoup sur la masse des muscles fléchisseurs.

Ici, au contraire, un certain nombre de muscles se contractent seuls, tandis que les autres restent plus ou moins inertes. Il y a ainsi une contraction de ces muscles, combinée de façon à produire un résultat particulier, et le résultat de ces contractions ainsi harmonisées, c'est de soustraire le membre à la cause excitante.

Allons plus loin : les phénomènes vont devenir plus complexes et plus remarquables encore. J'excite assez fortement une des pattes du tronçon postérieur que nous avons sous les yeux ; il y a aussitôt un mouvement des deux membres. Nous avons déjà vu aussi ce mouvement réflexe, mais nous ne l'avions examiné qu'au point de vue de l'irradiation des excitations dans la substance grise de la moelle épinière. Or, il mérite notre attention sous un autre rapport : c'est qu'ici encore il ne s'agit pas d'un mouvement inconstant, indéterminé, mais bien d'une réaction toujours la même. Le membre dont j'ai pincé un orteil n'exécute plus comme tout à l'heure un mouvement de flexion ; vous l'avez vu au contraire s'étendre brusquement

en même temps que l'autre membre, et ce mouvement des deux pattes est celui qui est le plus propre, soit à repousser l'agent d'irritation, soit à lancer l'animal en avant et à le soustraire ainsi à cet agent.

Chez ce Triton, on a, par une section transversale, enlevé la tête et la partie antérieure du tronc avec les deux membres correspondants. Je pince la peau des parties latérales du corps : il y a, comme vous le voyez, un mouvement de courbure latérale du corps produisant une concavité du côté irrité, et il est facile de voir que ce mouvement a pour résultat d'éloigner la partie irritée du corps irritant. Or, c'est là le mouvement qu'exécutent les Tritons encore intacts, soumis à la même irritation; ils se courbent brusquement dans le sens opposé au côté irrité, et réussissent ainsi à se dégager. S'ils n'y réussissent pas par ce moyen, ils cherchent à se débarrasser de l'agent d'irritation par un autre procédé que ce Triton mutilé va pareillement mettre en œuvre. Vous voyez, en effet, se produire un mouvement du membre postérieur du côté irrité. Le pied vient frotter le point irrité, et cherche ainsi à repousser le corps irritant. Sur le tronçon de Grenouille qui vient de servir aux expériences précédentes, on peut facilement observer le même phénomène. Il suffit pour cela de pincer un point de la peau d'un des flancs. C'est là un mouvement complexe exigeant une combinaison musculaire toute particulière, adaptée au résultat qui doit être obtenu, et qui variera par conséquent, suivant le point irrité.

Si, en effet, j'excite un autre point de la Grenouille décapitée, si je pince, par exemple, la peau d'une région voisine de l'orifice anal, les mouvements défensifs sont bien

différents. Il y a une nouvelle combinaison de contractions musculaires, à l'aide de laquelle les pieds se portent d'abord vers le point irrité, et s'accolent l'un à l'autre en ce point ; puis les membres s'étendent brusquement, exécutant ainsi le mouvement le plus propre à repousser l'agent irritant.

Mais voici qui complète la série de ces intéressants phénomènes. Examinons ce qui se passe, si l'irritation est très-vive, et surtout si elle dure quelque temps.

Si je saisis avec une pince les doigts d'une patte postérieure de cette Grenouille, dont la tête et les membres antérieurs ont été enlevés, et si je les serre d'une façon continue et uniforme, vous voyez les membres postérieurs exécuter deux ou trois mouvements d'ensemble, pareils les uns aux autres, et tendant à faire échapper l'animal à cette irritation. Mais généralement ces mouvements ne se répètent pas plus de deux ou trois fois, et ils cessent sans doute, parce qu'il se fait une sorte d'accoutumance très-rapide à la cause irritante. Au lieu de pincer l'extrémité d'une des pattes postérieures, je dépose sur un point de la peau de cette patte une gouttelette d'acide sulfurique ou d'acide acétique ; les mêmes mouvements se produisent deux ou trois fois de suite. Si je pince d'une façon continue, ou si j'excite à l'aide d'une goutte d'acide un autre point de ce train postérieur de Grenouille, la peau des parties latérales de l'abdomen, ou celle du voisinage de l'anus, vous voyez encore que les mouvements changent ; c'est vers ce point que se dirigent les efforts variés, suivant la région, et répétés plusieurs fois ; efforts qui tendent toujours à débarrasser l'animal de la cause d'irritation.

Ainsi, dans toutes ces expériences, vous voyez, comme si l'animal était encore intact, et muni par conséquent de

son encéphale, une sorte d'adaptation de l'action réflexe, suivant l'endroit irrité. Tous les mouvements sont si bien adaptés, sont si naturels, que si la plaie résultant de la décapitation était cachée, vous croiriez que l'animal n'a subi aucune mutilation ; et le caractère commun de ces mouvements est d'avoir pour effet la défense contre les atteintes extérieures.

Comment interpréter ces faits?

Est-il possible d'admettre l'intervention de l'âme chez ces Salamandres et ces Grenouilles décapitées? Non, évidemment. L'interprétation de R. Whytt ne signifie rien, à moins que dans son langage le mot *âme* n'eût une signification que nous ne lui attribuons pas.

Il n'y a pas non plus à penser ici à quelque chose de volontaire. Ce serait encore détourner le mot *volonté* du sens que tout le monde lui donne. La volonté, telle qu'on l'entend habituellement, fait partie intégrante des fonctions cérébrales; on admet la spontanéité au nombre de ses caractères essentiels : or, une Grenouille décapitée, un tronçon postérieur de Grenouille ou de Triton, n'a pas la moindre spontanéité. La volonté ainsi comprise est restée bien évidemment tout entière dans le tronçon antérieur, comme vous pouvez en juger, en comparant l'un à l'autre les deux tronçons de cette Grenouille ou de ce Triton. Il semble bien que c'est le tronçon céphalique qui possède seul des mouvements volontaires, car il se meut sans excitation extérieure appréciable, tandis que le tronçon pelvien demeure inerte tant qu'une cause extérieure ne vient pas le stimuler.

Mais, disons-le franchement, nous ignorons absolument ce que c'est que la volonté, et ce que la psychologie désigne

et décrit sous ce nom est certainement la résultante, assez variable comme caractères, de phénomènes très-complexes. Lorsqu'on analyse de près les manifestations que l'on fait dépendre de la volonté, on voit qu'un très-grand nombre d'entre elles peuvent, à juste titre, être considérées d'une tout autre manière, et sont des réactions excito-motrices, sensitivo-motrices ou idéo-motrices, pour employer les expressions de M. Carpenter. Et, lorsqu'on va pas à pas, de manifestation en manifestation, on est tout étonné d'arriver finalement à se poser la question : Qu'est-ce, en réalité, qu'un phénomène volontaire? On peut dire qu'il est bien peu de physiologistes qui puissent, dans l'état actuel de la science, admettre la manière dont la plupart des philosophes envisagent la volonté.

Aussi, je le répète, lorsque je dis que les réactions de la moelle épinière, adaptées, appropriées à un résultat, à la préservation ou à la défense, ne peuvent être rattachées à une faculté volontaire qui résiderait dans la moelle, je parle en me plaçant au point de vue des définitions métaphysiques que l'on donne de la volonté; mais je n'affirme pas que le mécanisme par lequel se produisent ces réactions ne ressemble aucunement à celui des réactions volontaires, car je considère comme probable qu'il y a une sorte de gradation progressive, de ces réactions appropriées de la moelle aux déterminations dites volontaires, gradation qui se fait peu à peu de la moelle jusqu'au cerveau proprement dit, et qui se retrouve sans doute aussi dans les causes provocatrices, simples excitations, sensations, idées.

C'est en me plaçant au même point de vue que je demanderai si nous devons, comme le faisait Prochaska, invoquer l'instinct de la conservation individuelle. Il est clair que

l'instinct, tel du moins qu'on le définit maintenant, est, tout comme ce qu'on appelle la volonté, un attribut des centres en céphaliques, et réside tout entier dans le cerveau. Je vous le montrerai du reste, lorsque nous étudierons les fonctions de cette partie du système nerveux; je vous montrerai des animaux privés de leur cerveau qui seront dénués d'instinct à un point tel, qu'ils ne vivront qu'à la condition qu'on introduise les aliments jusqu'au fond de leur pharynx. Mais, pourtant, on doit reconnaître qu'il y a une certaine analogie entre les phénomènes les plus simples parmi ceux que l'on rattache à l'instinct et les réactions adaptées qui se font par l'intermédiaire de la moelle.

Faut-il admettre avec M. Pflüger, avec M. Paton, que, la moelle est douée d'une sorte de pouvoir perceptif? M. Pflüger s'appuie sur le résultat de plusieurs expériences, pour adopter cette manière de voir. Voici une de ses principales expériences. Il place une goutte d'acide acétique sur le haut de la cuisse d'une Grenouille décapitée, et il voit le membre postérieur se fléchir de façon que le pied vienne frotter le point irrité. Il ampute le pied avant de renouveler l'expérience : l'animal commence à faire de nouveaux mouvements pour frotter la place irritée, mais il ne peut plus y parvenir, et, après quelques moments d'agitation, comme s'il cherchait, dit M. Pflüger, un nouveau moyen d'arriver à accomplir son dessein, il fléchit l'autre membre et réussit avec celui-ci.

M. Auerbach a vu des faits semblables se produire. Après l'amputation d'une cuisse sur une Grenouille décapitée, il met une goutte d'acide sur le côté correspondant du dos. L'animal fait des efforts, puis, comme s'il recon-

naissait leur inutilité, il finit par rester tranquille. On met alors une gouttelette d'acide sur l'autre moitié de la région dorsale. La Grenouille immédiatement frotte le point irrité avec le pied de ce côté ; puis, comme si elle reconnaissait alors la possibilité d'atteindre le point excité la première fois, elle y porte aussi le pied qui lui reste, et se met à le frotter.

Ces faits sont évidemment très-intéressants en ce qu'ils montrent bien jusqu'où va la faculté d'adaptation de la moelle épinière. Seulement, n'est-ce pas aller trop loin que d'y trouver la preuve de l'existence d'un pouvoir perceptif, ou même, comme M. Schiff est porté à le croire, d'une véritable sensibilité, dans la moelle? On pourrait tout au plus, et avec les plus grandes réserves, admettre qu'il peut s'y manifester des phénomènes analogues à ceux de la perception et de la sensation. C'est ce que Van Deen admet, lorsqu'il attribue à la moelle une *sensibilité de réflexion* (c'est-à-dire propre à déterminer les actions réflexes), pouvoir qui permet à la moelle d'exécuter les mouvements les plus propres à éliminer les causes d'irritation.

En résumé, aucune des explications proposées pour rendre compte des phénomènes si remarquables dont j'ai cherché à vous donner une idée n'est de nature à nous satisfaire complétement. Nous pénétrons à peine dans le domaine de l'innervation centrale, et déjà l'obscurité nous environne ; que sera-ce, lorsque nous aborderons la physiologie de l'encéphale !

Revenons aux phénomènes eux-mêmes, sans nous préoccuper davantage de leur explication. Nous avons vu qu'un certain nombre d'entre eux peuvent être regardés comme des mouvements défensifs, ou plutôt sont

en réalité des mouvements défensifs. Quoi de plus digne d'attention que ces faits! Ainsi, la moelle épinière, par des mouvements réflexes appropriés, permet à chaque point du corps de se soustraire aux causes irritantes.

Ce que j'avance ici est évident, pour les exemples que j'ai mis jusqu'ici sous vos yeux; mais c'est non moins évident pour d'autres actions réflexes qui sont sous la dépendance du prolongement bulbaire de la moelle. Qu'est-ce, en effet, que l'éternument? Ce mouvement si complexe qui nécessite la mise en jeu d'un grand nombre de muscles, qui se compose d'une inspiration prolongée, suivie d'une expiration nasale brusque, soudaine, qui se répète plus ou moins souvent, et cela sous l'influence d'une irritation de la membrane pituitaire, ce mouvement n'est-il pas aussi une sorte de réaction tendante à expulser la cause d'irritation qui agit sur cette membrane?

Qu'est-ce que la toux plus ou moins répétée? qu'est-ce que le vomissement? Ne sont-ce pas des mouvements réflexes dont le résultat est de débarrasser les voies respiratoires ou l'estomac des corps qui les irritent; en un mot, de défendre ces parties.

Enfin le cri, réflexe lui-même, n'est-il pas en quelque sorte un mouvement de conservation?

Assurément tous les phénomènes réflexes ne présentent pas ces mêmes caractères. Ainsi la plupart des actes de la vie organique, c'est-à-dire les phénomènes réflexes qui se manifestent dans les glandes, les mouvements de contraction ou de dilatation des vaisseaux, ceux du canal intestinal, ne tendent pas en général à un effet préservatif.

Peut-être cependant les mouvements d'une partie des

intestins ont-ils pour but de débarrasser le canal des matières qu'il contient. D'autre part, les contractions utérines dans la parturition, dans certains cas de corps fibreux de l'utérus ou de caillots intra-utérins, ne sont-elles pas des mouvements réflexes expulsifs, et par conséquent se rapprochant de ceux que nous avons énumérés plus haut ?

Enfin, pour la respiration, on ne peut guère lui attribuer un pareil caractère, car on n'a pas encore prouvé d'une façon bien nette qu'il s'agisse, dans cette fonction, de mouvements purement réflexes. Cependant Marshall-Hall avait cherché à établir que les mouvements respiratoires étaient bien de nature réflexe. Pour lui, l'acide carbonique qui arrive aux poumons avec le sang de l'artère pulmonaire, exciterait, en pénétrant dans les capillaires pulmonaires, les radicules des nerfs pneumogastriques, et provoquerait ainsi un mouvement respiratoire par action réflexe se portant sur les nerfs inspirateurs. Mais cette théorie est manifestement inexacte, car une Grenouille dont on a enlevé les poumons continue à faire des mouvements réguliers de respiration à l'aide de son appareil hyoïdien, au moins pendant un certain temps. Il en est ainsi encore, même lorsqu'on a extirpé ou lié le cœur, et par conséquent on ne peut même pas invoquer des actions réflexes ayant leur source dans des modifications de la circulation, soit de l'appareil hyoïdien, soit du bulbe rachidien lui-même. Je ne fais d'ailleurs que réfuter des explications proposées, sans rejeter d'une façon absolue l'idée d'une influence excito-motrice comme cause des mouvements respiratoires. Il nous est si difficile de comprendre des phénomènes de ce genre, qui seraient entièrement automatiques !

Il peut donc se faire par l'intermédiaire de la moelle épinière, sous l'influence des excitations périphériques, des réactions motrices complexes, tout à fait involontaires, nécessaires et aveugles, et dont le résultat est de concourir à la défense du point du corps qui est attaqué.

Tantôt l'animal privé de son encéphale retire à lui sa patte lésée, ou bien il fait un ou plusieurs mouvements de propulsion, quand il veut échapper à l'excitation ; tantôt il cherche à éloigner le corps qui le blesse, par des mouvements appropriés des membres.

Les moyens de défense, comme nous l'avons vu, varient avec le point attaqué. Tantôt c'est un frottement de deux membres l'un contre l'autre; tantôt un des membres va chercher à chasser la cause irritante; tantôt les deux membres réunissent leurs efforts pour arriver à ce résultat; et ces divers mouvements pourront être répétés plusieurs fois à l'occasion d'une seule irritation, si celle-ci est persistante. Chaque point excité agit comme un ressort, pour mettre en jeu un mécanisme qui varie suivant le point excité et suivant l'intensité de l'excitation. Mais chaque mécanisme mis en jeu détermine toujours un effort tendant à soustraire le point irrité à la cause d'irritation. Les efforts diffèrent, le mécanisme diffère aussi ; mais l'un et l'autre sont toujours appropriés, comme choisis. L'irritation réagit sur les fibres nerveuses utiles à la défense ; il se passe là, il faut l'avouer, quelque chose d'analogue à ce qui a lieu sous l'influence des fonctions encéphaliques. Car que ferait de plus l'animal avec son encéphale ? Ce sont là évidemment des phénomènes bien remarquables sur lesquels je ne puis pas m'étendre davantage, mais sur lesquels j'appelle toute votre attention.

Tous les mouvements défensifs dont nous venons de parler exigent évidemment le concours de plusieurs centres de mouvements musculaires. Mais pour ce concours lui-même, pour ces associations adaptées, y a-t-il aussi des centres communs? Il semble bien probable qu'il existe des centres pour certains grands mouvements d'ensemble, par exemple pour ceux de la toux, de l'éternument, du vomissement.

Mais les autres mouvements, ceux qui dépendent de la moelle épinière, doit-on leur assigner des centres distincts?

Je dois vous dire d'abord qu'il ne faut pas admettre trop facilement l'existence de centres spéciaux dans la moelle épinière. C'est en allant trop loin dans cette voie que l'on a admis, chez la Grenouille, des centres pour la flexion et l'extension des membres postérieurs, pour l'adduction et l'abduction des membres antérieurs. On vient de mettre à nu la moelle épinière de cette Grenouille décapitée: je pique la partie antérieure de la moelle, les membres postérieurs se fléchissent; je pique la moelle épinière en arrière, près de l'endroit d'où naissent les nerfs des membres postérieurs, ces membres s'étendent aussitôt et présentent une extension forcée. Faut-il voir là une preuve de l'existence de deux centres spéciaux, l'un pour la flexion des membres postérieurs, l'autre pour l'extension de ces membres? Il me semble que cette preuve n'a aucune valeur, car les faits peuvent recevoir une autre interprétation bien plus juste. Lorsqu'on pique, en effet, la partie antérieure de la moelle, il y a une vive excitation générale de l'animal, et il exécute avec ses membres postérieurs un mouvement de flexion qui n'est autre que le

mouvement qui les ramène dans leur attitude normale. Si l'on blesse, au contraire, la partie postérieure de la moelle, on excite directement un grand nombre des fibres nerveuses qui animent les muscles des membres postérieurs; tous ces muscles entrent en action, et, comme les muscles extenseurs l'emportent en force sur les muscles fléchisseurs, les membres se mettent en extension forcée.

C'est aussi vraisemblablement par abus qu'on a admis un centre cilio-spinal, un autre génito-spinal. Où s'arrêterait-on, si l'on poursuivait jusqu'au bout cette idée de l'existence de centres différents pour chaque action physiologique spéciale, pour chaque appareil différent? Si l'on veut bien y réfléchir, on verra que ces différents centres n'ont rien de distinct à proprement parler. Chaque organe, chaque appareil est en relation par les nerfs qui l'animent avec une partie plus ou moins étendue de la moelle, et il est naturel que l'excitation de telle ou telle région de la moelle retentisse surtout sur la partie du corps avec laquelle elle est en rapport par les racines nerveuses qui prennent origine dans cette région.

Si donc il est difficile d'admettre des centres spéciaux dans la moelle pour des phénomènes constants, se manifestant toujours par l'intermédiaire des mêmes éléments nerveux, l'existence de centres pour les mouvements défensifs que nous avons étudiés ne paraît-elle pas encore moins admissible? Autrement, il y aurait ou même il se formerait donc des centres éventuels et variables, puisque les effets sont variables eux-mêmes suivant les circonstances!

Quoi qu'il en soit de ces questions si obscures, disons que l'on peut observer chez les Invertébrés des faits ana-

logues à ceux que nous avons vus se produire chez la Grenouille.

Ils ont été étudiés par Dugès chez un Insecte du midi de la France, la Mante religieuse (*Mantis religiosa*). Il enlevait la tête et le prothorax de cet animal : le tronçon postérieur muni de ses quatre pattes résistait aux efforts qu'on faisait pour le renverser, se relevait et reprenait son équilibre lorsqu'on l'avait renversé, et manifestait sa colère par un mouvement de trépidation des ailes et des élytres. Sur le tronçon antérieur de l'animal, il enlevait la tête, de telle sorte que ce tronçon était réduit au seul prothorax, portant les pattes ravisseuses et contenant un ganglion nerveux bilobé. Or, ce tronçon vivait plus d'une heure, agitait ses pattes, et arrivait à les tourner vers les doigts de l'expérimentateur et à y imprimer douloureusement leurs crochets.

Ces résultats avaient conduit Dugès à admettre que dans chaque ganglion d'un insecte siégent des aptitudes analogues à celles qui sont les attributs des masses encéphaliques chez les Vertébrés. Il va du reste beaucoup trop loin, lorsqu'il dit que chaque ganglion peut effectuer des actes jusqu'à un certain point raisonnés.

Lorsque la continuité de l'axe cérébro-spinal est entière, c'est la volonté qui, sans contredit, ordonne et détermine certains de ces mouvements complexes ; mais ce qu'il faut bien comprendre, c'est qu'elle ne fait, dans bien des cas, que remplacer l'excitation centripète dont nous venons d'étudier les effets. Elle associe les mêmes rouages en un même mécanisme commun, et probablement en opérant tout à fait de la même façon que les excitations venues de la péri-

phérie. La variabilité des effets, l'adaptation à un but déterminé, sont presque aussi remarquables dans un cas que dans l'autre.

La volonté ne s'adresse pas individuellement à toutes les fibres d'un nerf destiné à mouvoir tel ou tel muscle, mais comme bien des physiologistes l'ont dit déjà, elle commande un mouvement et la moelle obéit. Un ensemble particulier d'éléments de cet organe entre aussitôt en activité, et le mouvement est exécuté. Le sens dans lequel se fait la provocation diffère de celui que nous avons étudié, il est centrifuge au lieu d'être centripète; mais, sans aucun doute, sauf cette différence, l'action médullaire est la même. Et les combinaisons de ressorts servant à l'exécution des ordres de la volonté se font d'autant plus facilement, qu'elles se sont renouvelées plus souvent. L'habitude intervient, comme dans ces mouvements complexes, rapides, que nécessite le maniement de certains instruments de musique, mouvements si pénibles d'abord, si faciles ensuite.

Mais, je le répète, dans tous les cas, dans ceux-ci même, la moelle agit par un mécanisme tout à fait semblable à celui que met en jeu l'excitation des extrémités des nerfs excito-moteurs.

On se ferait une bien fausse idée du caractère et du mécanisme des incitations motrices volontaires, si l'on n'avait pas toujours cette vérité présente à l'esprit. La physiologie doit servir de guide à la philosophie ; celle-ci doit la suivre presque pas à pas, de peur de s'égarer complétement.

Du reste, ces combinaisons appropriées des mouvements deviennent de plus en plus compliquées, au fur et à

mesure que l'on s'avance vers l'encéphale. Je vous montrerai des animaux privés de cerveau qui peuvent faire tous les mouvements, quels qu'ils soient : qui peuvent marcher, nager, voler, pour ne parler que des mouvements les plus compliqués, sous l'influence d'une excitation extérieure. A ce moment, il ne manque plus à l'animal que l'impulsion centrifuge, la volonté. De ce point de vue, on comprend encore mieux l'importance et l'étendue des actions réflexes. Ce sont des considérations sur lesquelles nous reviendrons bientôt.

Jusqu'ici nous n'avons parlé de la moelle épinière, ou mieux de la substance grise, que comme si elle était en repos permanent, et comme si elle était mise en état d'activité temporaire ou intermittente par des excitations périphériques, ou au contraire par des excitations centrifuges.

Il n'en est rien cependant : la moelle épinière est en état d'activité permanente, à un degré à peu près constant.

Il est facile de citer des preuves à l'appui de cette proposition. Ainsi la contraction permanente des sphincters exige évidemment une excitation continue de leurs nerfs moteurs par la substance grise de la moelle épinière.

De même, tous les muscles qui ont des antagonistes sont dans un certain degré d'action qui n'est pas apparent dans l'état normal, mais que la paralysie des muscles antagonistes rend bien évidente ; et cette action musculaire constante implique encore une activité constante de la substance grise de la moelle épinière ou de celle du bulbe rachidien. Coupez le nerf facial d'un côté sur un animal,

ou bien observez les résultats de la paralysie d'un des nerfs faciaux chez l'Homme, vous voyez que les muscles du côté opposé entraînent de leur côté tous les traits de la face; le muscle orbiculaire des paupières du côté paralysé, étant paralysé, son antagoniste, le muscle releveur de la paupière supérieure, agit seul, relève et maintient cette paupière relevée. Or, dans un cas de ce genre, la paralysie du nerf facial d'un côté a évidemment modifié l'état fonctionnel des muscles du côté correspondant, puisqu'ils n'opposent plus de résistance à la tendance au retrait des muscles du côté opposé ; et il est clair, du moins dans l'état actuel de la science, que ce n'est pas l'élasticité des muscles du côté paralysé qui peut être ainsi modifiée par la cessation d'action du nerf. C'est cet état fonctionnel constant des muscles que l'on nomme le *tonus*.

De même, dans les cas de paralysie du nerf moteur oculaire commun, le muscle droit externe, dont l'action n'est plus modérée, contre-balancée par celle du muscle droit interne, fait tourner le globe oculaire sur son axe vertical, de telle sorte que la cornée se dirige vers l'angle externe des paupières. Citons encore tous les muscles fléchisseurs et extenseurs des membres : quand les uns sont paralysés, l'action continue des autres, latente auparavant, se manifeste de la façon la plus visible, car ces muscles entraînent dans leur sens les parties qu'ils sont destinés à mouvoir.

Un grand nombre de muscles, sinon tous, sont donc dans un état d'activité constante, à un certain degré ; et lorsque, sous l'influence de la volonté, ou par suite d'une irritation excito-motrice, ils entraînent leurs points d'insertion les uns vers les autres, ils ne font qu'augmenter leur

action normale, de façon à triompher des résistances que leur offrent, par des causes diverses, les parties auxquelles ils s'insèrent. Cette action constante des muscles est leur contraction tonique ; c'est, comme je l'ai dit, le *tonus* ou ton musculaire, que quelques auteurs ont fait dépendre d'une propriété physiologique particulière des fibres musculaires, de la *tonicité*. Création théorique bien inutile, et d'ailleurs manifestement inexacte !

Le *tonus* musculaire est une action réflexe. Il implique, par conséquent, l'intervention non-seulement des nerfs moteurs, mais encore de la substance grise de la moelle épinière, et de nerfs sensitifs ou excito-moteurs. Il faut donc se représenter toutes ces parties en état d'activité constante, et des expériences très-démonstratives ont prouvé qu'il en est bien ainsi. Il suffit, comme l'a montré M. Brondgeest, de faire la section des nerfs sensitifs provenant d'une partie qui est en état tonique, pour faire cesser immédiatement le *tonus*. Cette expérience, répétée par M. Rosenthal, a donné les mêmes résultats.

D'autre part, si l'on détruit la moelle épinière d'où émanent les nerfs moteurs intéressés dans le *tonus*, celui-ci cesse aussitôt. Que l'on détruise, par exemple, sur une Tortue, la partie postérieure de la moelle épinière, et le sphincter anal se relâchera sur-le-champ.

L'action de la moelle n'est-elle pas plus étendue encore? La Grenouille, le Triton, gardent une attitude constante. Je tire, de façon à l'étendre, la patte de cette Grenouille décapitée qui se trouve dans l'attitude normale de repos : la patte, dès qu'on cesse de la tenir, se fléchit de nouveau et vient reprendre sa position habituelle. Voici un Triton pareillement décapité, et vous pouvez voir le même phéno-

mène se produire. Or ce n'est pas là certainement un simple résultat de tonicité musculaire, c'est évidemment l'effet d'une action réflexe. Si nous ôtons la Grenouille de la table sur laquelle elle repose, et si nous la tenons suspendue par un membre antérieur, elle laisse pendre ses pattes postérieures et ne tend pas à les retirer à elle comme elle fait d'ordinaire. Replaçons-la maintenant sur la table : elle reprend son attitude normale. C'est donc bien certainement par action réflexe qu'elle garde ou reprend cette attitude ; c'est le contact de la table agissant sur la périphérie des nerfs sensitifs qui pousse la Grenouille à ramener ainsi ses membres. La volonté n'est pour rien dans cet acte.

Cette influence de l'action réflexe sur les mouvements d'ensemble déterminant l'attitude normale et même sur la locomotion se retrouve chez tous les animaux.

« Le mouvement volontaire d'un animal, dit Van Deen, « doit être soutenu, non-seulement par le sentiment réel, « mais aussi par le sentiment de réflexion. » Van Deen appelle « sentiment de réflexion » la modification physiologique de la substance grise médullaire, déterminée par l'excitation des nerfs périphériques et par suite de laquelle les nerfs moteurs entrent en jeu. Chez nous-mêmes, dans la station et dans la marche, le contact du pied avec le sol provoque dans la moelle une réaction qui assure et fortifie le mouvement, et peut-être contribue à susciter dans la marche le mouvement du membre opposé. Il y a là toutefois une action qui dépend surtout de centres nerveux plus élevés, du bulbe rachidien et de la protubérance annulaire.

Tels sont les principaux faits que je désirais signaler à

votre attention à propos de la physiologie des actions réflexes produites par l'intermédiaire de la moelle épinière. Il nous reste cependant encore à examiner les influences qui peuvent modifier ces phénomènes, et c'est ce que nous ferons dans la prochaine leçon.

VINGTIÈME LEÇON.

21 juillet 1864.

VARIATIONS DE L'ACTION RÉFLEXE DE LA MOELLE.

Causes d'exaltation. — Sections transversales et lésions partielles de la moelle épinière. — Action des Poisons. — Causes de diminution. — Surexcitation prolongée de la moelle. — Commotion. — Anémie des centres nerveux. — Expériences de Sténon, d'Astley Cooper, de M. Brown-Séquard. — Sensations associées.

Dans nos précédentes leçons, nous avons tracé en partie l'histoire des phénomènes réflexes qui se manifestent par l'intermédiaire de la moelle épinière. Nous nous sommes attachés surtout, dans la dernière leçon, aux caractères d'adaptation que présentent certains de ces phénomènes, caractères si remarquables, que quelques auteurs ont été entraînés à doter la moelle épinière d'un pouvoir perceptif et de déterminations intentionnelles, ne différant que par le degré, des facultés cérébrales proprement dites.

Je vous l'ai déjà dit, la complexité des phénomènes réflexes et leur appropriation à des buts distincts deviennent de plus en plus prononcées, au fur et à mesure que

l'on se rapproche du cerveau, et nous allons bientôt nous en convaincre. Mais, auparavant, il nous faut encore dire quelques mots sur la physiologie des actions réflexes.

L'excitabilité de la moelle peut subir deux modifications également importantes à connaître; elle peut s'exalter, elle peut s'affaiblir, et les actions réflexes qui sont sous la dépendance de cet organe peuvent ainsi devenir plus vives, plus étendues, plus faciles; ou, au contraire, elles peuvent être plus lentes, plus limitées, plus difficiles. Certaines conditions, telles que, par exemple, le rang zoologique, l'âge, la saison, ont une influence plus ou moins marquée sur l'excitabilité de la moelle épinière; mais le temps ne nous permet pas de nous y arrêter, et nous allons nous occuper surtout des circonstances dont l'expérimentation nous permettra facilement d'apprécier les effets.

I.

Causes d'exaltation. — Les lésions qui séparent de l'encéphale la moelle tout entière, ou une partie de cet organe, ont pour résultat constant d'accroître, d'une façon bien remarquable, l'excitabilité de la substance grise de toute la moelle épinière, ou de la portion séparée des parties antérieures de l'axe cérébro-spinal. Les mouvements réflexes sont alors plus manifestes et plus étendus dans les régions du corps qui reçoivent leurs nerfs de cette partie de la moelle épinière. On observe bien nettement ce résultat chez les animaux à sang froid, mais il ne faudrait pas croire qu'il n'en est pas de même chez les Mammifères. Ainsi, les mouvements réflexes deviennent plus forts et plus vifs dans les membres postérieurs, lorsque la

section transversale de la moelle est faite à la région dorsale. Il en est de même dans tout le corps, si la section est faite près du bulbe rachidien. Dans ce dernier cas, s'il s'agit d'un Mammifère ou d'un Oiseau, il faut nécessairement, pour pouvoir observer l'exagération des phénomènes réflexes, entretenir la vie par la respiration artificielle.

On a cru et l'on a dit que la respiration artificielle augmente l'excitabilité réflexe de la moelle épinière chez les Mammifères, mais il y a là une confusion manifeste : ce n'est pas l'insufflation pulmonaire qui est la cause de cette augmentation ; elle ne fait que prolonger la vie, et permet, par conséquent, le développement de cet état particulier de la moelle dû à sa séparation de l'encéphale, état en vertu duquel les actions réflexes s'exagèrent.

Pourquoi la fonction réflexe, l'excito-motricité de la moelle, s'exagèrent-elles dans ces conditions? Pourquoi les actions réflexes ne se montrent-elles pas aussi manifestement, lorsque la continuité de l'axe cérébro-spinal est complète ? Certains auteurs ont admis qu'il y a dans la moelle séparée de l'encéphale une sorte d'accumulation du pouvoir réflexe. Comment comprendre qu'il puisse se faire une accumulation de pouvoir réflexe, lorsqu'on s'est fait une idée nette du sens qu'il faut attacher à ce terme? Quoi qu'il en soit, on a voulu comparer la moelle épinière à une pile qui produirait de l'électricité incessamment soutirée, et qui se chargerait de plus en plus si les voies d'écoulement venaient à être interrompues. Si cette comparaison a pu séduire un instant les physiologistes à l'esprit desquels elle s'est présentée, c'est qu'ils n'ont pas envisagé la physiologie de la moelle dans la série des ani-

maux. Chez les Batraciens, lorsque la moelle est coupée à sa partie antérieure, l'excitabilité du tronçon postérieur s'exalte toujours d'une façon considérable, et cependant il est facile de voir que ce tronçon agit encore, et presque comme dans l'état ordinaire, sur les membres postérieurs, pour les maintenir ou les ramener dans leur attitude normale. Il ne devrait donc pas se produire d'exagération des actions réflexes chez ces animaux, et je viens de vous dire que c'est au contraire un résultat constant.

C'est donc dans une autre direction qu'il faut chercher l'explication de l'augmentation des actions réflexes de la moelle, qui a lieu lorsque cette partie est séparée de l'encéphale; et nous devons avouer que jusqu'ici on n'est pas encore arrivé à une solution définitive de ce problème physiologique.

L'exagération de l'excitabilité de la moelle provient-elle de ce que la moelle est soustraite, dans ces conditions, à une action particulière, modératrice, du cerveau? Cette manière de voir trouverait un appui dans les recherches récentes de M. Setchenow, si les expériences qu'il invoque ne pouvaient être interprétées autrement qu'il ne le fait. D'ailleurs il est facile de voir que ce n'est pas de cette façon que l'on peut expliquer l'influence de l'ablation du cerveau sur les actions réflexes produites par l'intermédiaire de la moelle épinière. En effet, si l'hypothèse soutenue par M. Setchenow était fondée, il ne devrait plus être possible, une fois que le cerveau est enlevé, de déterminer une nouvelle exaltation de l'excitabilité de la moelle par des lésions de cette partie des centres nerveux. Or, ce n'est point là ce qu'on observe. Si l'on étudie, chez une Grenouille par exemple, d'une façon spéciale, les mouvements réflexes

des membres postérieurs, on voit, en prenant pour point de départ l'état des actions réflexes après l'ablation du cerveau ou même de l'encéphale, que ces mouvements s'exagèrent de plus en plus, au fur et à mesure qu'on enlève de nouveaux tronçons de la moelle, jusqu'à une petite distance en avant du renflement postérieur. On peut faire l'expérience autrement. Que l'on décapite complétement une Grenouille, et que sur une autre Grenouille, aussi semblable que possible à celle-ci, on sépare du train postérieur toute la région antérieure du corps avec les membres antérieurs, en laissant dans le tronçon postérieur la partie postérieure de la moelle : c'est dans ce dernier tronçon que les actions réflexes seront les plus intenses et les plus vives. On s'en convaincra aisément en excitant de la même manière la région anale de ce tronçon et de la Grenouille décapitée. Si l'excitation est faible, il pourra n'y avoir chez celle-ci qu'un léger soubresaut des membres postérieurs, tandis que dans le tronçon postérieur de l'autre Grenouille on observera des mouvements immédiats des membres postérieurs qui se fléchiront, accoleront leurs talons au-dessus de la région excitée, puis s'étendront ensuite comme pour repousser en arrière l'agent excitant. Et pour une seule excitation, ce mouvement approprié si remarquable se renouvellera deux ou trois fois, ou même plus encore. Pour obtenir un effet semblable chez la Grenouille décapitée, il faudra une excitation plus forte ; et encore les mouvements défensifs dont il s'agit ne seront-ils pas ordinairement aussi vifs et aussi nets que dans le tronçon postérieur qui, sert de terme de comparaison.

On doit rapprocher de ces faits, comme ayant sans doute la même signification, l'expérience suivante. Sur une Gre-

nouille décapitée, on coupe une des moitiés de la moelle en travers, à quelques millimètres en arrière de l'origine des nerfs brachiaux. Cette opération a pour résultat constant de rendre plus vives et plus fortes les actions réflexes dans le membre postérieur du côté correspondant à l'hémisection.

Si l'on rapproche ces diverses données expérimentales, on voit qu'il faudrait, pour les expliquer, si l'on tenait à l'hypothèse de l'existence de centres modérateurs de l'action réflexe, admettre non-seulement que le cerveau exerce une influence modératrice sur les mouvements réflexes, mais encore que chaque tronçon de la moelle exerce une influence du même genre sur la portion de la moelle située en arrière de lui. Il me semble que modifier ainsi l'hypothèse en question n'aurait plus guère de sens, au moins dans les termes où elle a été formulée : on ne pourrait plus, en effet, parler de *centres modérateurs*, puisque cette influence n'appartiendrait pas à des points particuliers, à des centres distincts, mais à tous les points de l'étendue de la moelle épinière.

On a cherché à expliquer d'une autre manière l'exagération des actions réflexes qui a lieu par suite de la décapitation ou de la section de la moelle épinière. On prenait pour point de départ l'hypothèse anatomique d'après laquelle les fibres nerveuses sensitives formeraient deux groupes distincts : les unes allant directement au cerveau par l'intermédiaire des faisceaux postérieurs, les autres se rendant aux cellules de la substance grise, et destinées à provoquer des actions réflexes. La route la plus facile pour les impressions serait celle que forment les fibres qui se rendent aux faisceaux postérieurs ; aussi, dans l'état normal, ces impressions seraient d'ordinaire conduites au cerveau,

et alors les actions réflexes seraient nulles ou peu marquées; mais si la moelle est coupée transversalement, les impressions ne pouvant plus se propager par ces fibres des faisceaux postérieurs, seraient entièrement transmises aux cellules de la substance grise et détermineraient des actions réflexes plus ou moins intenses. Comme il est prouvé maintenant que les cordons postérieurs ne sont pas les voies exclusives par lesquelles les impressions sont transmises, il faudrait modifier un peu l'hypothèse; mais elle ne serait point altérée au fond : car en admettant que toutes les fibres sensitives se rendent à la substance grise et que de cette substance grise partent deux ordres de fibres, les unes allant à l'encéphale, les autres formant les fibres nerveuses motrices, on pourrait toujours supposer que, dans l'état normal, c'est encore vers l'encéphale que les impressions se transmettent le plus aisément, et que par la décapitation, ne pouvant plus suivre cette route, elles concentrent leur action dans la substance grise, qu'elles excitent à un degré tout particulier, et que c'est ainsi que, dans ce cas, on voit se manifester des actions réflexes qui n'avaient pas lieu dans l'état normal. La concentration serait d'autant plus efficace, et produirait des effets réflexes d'autant plus énergiques, que la propagation dans la moelle serait plus restreinte; ce qui expliquerait l'exagération croissante des actions réflexes dans les membres postérieurs, au fur et à mesure que l'on fait des sections de la moelle de plus en plus distantes de l'encéphale.

Enfin, on peut se demander s'il ne faut pas voir dans l'exagération des actions réflexes qui résulte de la décapitation ou de la section de la moelle, un effet analogue à celui que produisent les lésions limitées de cette partie des

centres nerveux. Nous avons vu effectivement que les simples piqûres de la moelle, la section d'un cordon postérieur, déterminent une exaltation de l'excitabilité de la moelle, et, par suite, une hyperesthésie et une augmentation des actions réflexes.

Nous l'avons dit : nous n'avons pas les données nécessaires pour arriver à une explication bien nette du mécanisme par lequel s'exagère l'action réflexe de la moelle dans ces conditions. Toujours est-il qu'il y a alors une modification de la substance grise, et, par suite, exaltation des propriétés de ses éléments.

Nous venons de rappeler que toutes les lésions partielles de la moelle produisent des effets de ce genre, comme le prouvent surtout les expériences de M. Brown-Séquard. Or, cette exaltation peut prendre un caractère bien digne d'attention, car elle peut donner lieu à une affection épileptiforme. Il se produit alors une excitabilité exagérée de tout le système bulbo-spinal, et, comme l'a montré M. Brown-Séquard, chez certains animaux dont la moelle a été lésée deux ou trois semaines auparavant, on peut provoquer des attaques d'épilepsie en pinçant des points déterminés de la face. Cette épilepsie peut persister toujours et devenir même héréditaire.

Ainsi, nous venons de voir deux causes qui exaltent les fonctions réflexes de la moelle épinière, à savoir, la section transversale de la moelle et les lésions de cet organe, et je vous ai dit que ces deux ordres de causes sont peut-être semblables au fond et devraient alors être réunis en un seul et même groupe. Voyons maintenant les autres circonstances qui influent dans le même sens sur l'excitabilité de la substance grise de la moelle.

Il peut se produire une modification de la moelle et une exagération de son excitabilité, sans lésion directe de cet organe, comme le montre, par exemple, le tétanos qui survient, dans quelques cas, à la suite de plaies. L'excitation des nerfs sensitifs intéressés dans la plaie va agir sur la substance grise de la moelle, en y déterminant une irritabilité exagérée, et produit une stimulation réflexe, soit permanente, soit par accès, de certains nerfs moteurs, d'où les spasmes toniques qui caractérisent cette affection.

L'augmentation de l'excitabilité de la moelle peut être aussi causée par des agents toxiques, comme on le voit dans l'empoisonnement par la strychnine, la noix vomique et quelques autres substances, parmi lesquelles je citerai les matières putrides, qui déterminent une exagération de l'excitabilité de la moelle chez les Grenouilles.

Mais je ne veux parler ici que de la strychnine, qui est le type des substances agissant ainsi sur la moelle épinière. Voici deux animaux, une Grenouille et un Cochon d'Inde, sous la peau desquels on a introduit de la strychnine. Vous pouvez juger des résultats de cet empoisonnement: le contact le plus léger suffit pour provoquer des convulsions tétaniques. Remarquez que chez ces animaux les convulsions affectent une forme qui leur est imposée par la prédominance de certains groupes de muscles sur d'autres. Ainsi, chez les Grenouilles, s'il y a, sous l'influence de la strychnine, extension spasmodique des membres postérieurs, cela tient uniquement à ce que les muscles extenseurs l'emportent beaucoup en force sur les muscles fléchisseurs. Que l'on coupe en travers, avant d'empoisonner ces animaux, tous les muscles extenseurs d'un des membres postérieurs, et l'on verra, lorsque écla-

teront les convulsions du strychnisme, les divers segments de ce membre se fléchir convulsivement les uns sur les autres, tandis que l'autre membre postérieur offrira l'extension spasmodique ordinaire.

On a discuté sur le mode d'action de la strychnine, sur les parties qui seraient primitivement affectées par ce poison. Sans vous rappeler les diverses opinions émises par Magendie, Van Deen, Marshall-Hall, Stannius, MM. Cl. Bernard, Brown-Séquard, et plusieurs autres, nous admettrons avec Magendie que la strychnine agit sur la moelle épinière en augmentant l'énergie des propriétés vitales de cet organe, comme le dit M. Brown-Séquard. Nous ne saurions, par conséquent, adopter la manière de voir des auteurs qui pensent que la strychnine agit sur les racines postérieures des nerfs spinaux, comme l'avait prétendu autrefois M. Stannius.

S'il en était ainsi que le croyait ce physiologiste, on aurait pu, en invoquant les travaux de M. Cl. Bernard sur d'autres substances toxiques, ranger un certain nombre de ces substances en trois classes, dont l'une aurait compris les poisons qui agiraient sur les nerfs sensitifs (la strychnine et les autres poisons convulsivants); dans la seconde, on aurait réuni les poisons auxquels on suppose une action élective sur les nerfs moteurs (le curare par exemple) ; et enfin, l'on aurait rangé dans la troisième classe les substances dont l'action porterait primitivement sur les muscles (le sulfocyanure de potassium et d'autres substances métalliques ou organiques). Or, cette classification ne saurait être admise. La strychnine n'agit pas plus sur les nerfs sensitifs que sur les nerfs moteurs. L'excitabilité de la substance grise de la moelle est exaltée par cette

substance, et alors la moindre irritation d'un nerf sensitif détermine des réactions sensitives ou réflexes, exagérées comme étendue et comme intensité. Si l'on coupe sur une Grenouille toutes les racines postérieures, à l'exception d'une seule, en ayant bien soin de respecter les racines antérieures, et si l'on empoisonne l'animal avec de la strychnine, on verra, lorsque les phénomènes caractéristiques de l'empoisonnement se montreront, l'irritation du nerf, qui correspond à la racine postérieure intacte, ébranler la substance grise de toute la longueur de la moelle, et donner lieu à des mouvements réflexes de la totalité du corps. Si l'on fait une ligature de l'aorte sur une Grenouille, avant de l'empoisonner avec de la strychnine, de façon à mettre à l'abri de l'action directe du poison la partie postérieure de la moelle épinière et les racines des nerfs des membres postérieurs, l'excitation des doigts de ces membres, une fois l'intoxication produite, provoquera des convulsions tétaniques dans les parties antérieures du corps. D'autre part, si l'on empêche, sur une autre Grenouille, la strychnine d'atteindre la moelle, aucun effet ne se manifestera, comme l'a montré M. Brown-Séquard, quelque étendue que soit la partie du corps qui aura été soumise à l'action de ce poison. La strychnine n'agit donc pas d'une façon élective sur les nerfs sensitifs, et il en est de même des autres poisons convulsivants.

Quant au curare, je vous ai déjà exposé toutes les raisons qui doivent vous empêcher de le considérer comme agissant exclusivement sur les nerfs moteurs. Je n'en dirai ici qu'un mot. Il empêche, avons-nous vu, l'excitation des fibres motrices de se communiquer aux fibres musculaires, mais il ne détruit en rien la propriété physiologique des fibres

nerveuses motrices. Tout démontre, au contraire, que cette propriété ne subit aucune modification. Je vous rappelle ce que je vous ai dit dans une leçon précédente : la propriété physiologique, c'est-à-dire la *neurilité* des fibres sensitives et celle des fibres motrices est la même, et, par suite, il est à peu près certain qu'aucune substance, qu'aucun agent ne peut abolir cette neurilité dans une catégorie de fibres (les fibres motrices, par exemple), et la laisser intacte dans une autre catégorie.

Il n'y a en réalité que les poisons dits musculaires, c'est-à-dire ceux qui agissent directement sur les muscles, qu'il faille admettre comme une classe à part, et encore faut-il faire des réserves pour certains d'entre eux. Je ne sais pas s'il existe un seul sel métallique qui mérite d'être appelé poison musculaire, qui agisse par conséquent sur les muscles d'une façon spéciale, par l'intermédiaire de la circulation. Tous les sels qu'on a considérés comme poisons musculaires n'ont guère été essayés que sur des Batraciens. Or, il est facile de s'assurer que, chez ces animaux, l'effet observé est dû à une pénétration directe, à une imbibition de proche en proche des muscles, depuis le point d'introduction du sel métallique jusqu'à une distance plus ou moins grande de ce point. C'est là ce qui arrive pour le sulfocyanure de potassium, les sels solubles de mercure, etc. Les muscles sont altérés chimiquement d'une façon directe, et non par l'intermédiaire de la circulation ; et si les nerfs conservent leur excitabilité, alors que les muscles ont perdu la leur, cela tient uniquement à ce que les fibres nerveuses, comme nous l'avons vu, opposent aux agents chimiques une résistance plus grande que les fibres musculaires. Ce sont cer-

taines substances organiques qui seules peuvent, à juste titre, être regardées comme des poisons musculaires, car elles agissent évidemment sur le cœur d'abord, et sur les autres muscles ensuite, en affaiblissant ou en détruisant leur contractilité, et cela par l'intermédiaire de la circulation. Nous citerons, comme exemples, la digitaline, l'*upas antiar*, certains venins comme celui du Crapaud, etc.

Puisque la question qui nous occupe aujourd'hui m'a amené à vous parler de l'action de la strychnine, je ne veux pas quitter ce sujet sans vous dire encore quelques mots sur cette action. Les phénomènes produits par la strychnine diffèrent beaucoup de ceux que détermine le curare, et cependant, dans certaines conditions, l'empoisonnement par la strychnine peut offrir chez la Grenouille la plus grande analogie avec l'empoisonnement par le curare. En effet, si l'on introduit sous la peau d'une Grenouille une assez forte quantité de strychnine, la mort, surtout en été, peut survenir après une période très-courte de faibles convulsions, période qui sera même quelquefois presque nulle. Ce qui rend l'analogie encore plus frappante, c'est que chez cette Grenouille, une fois que toute motilité aura disparu, on trouvera les nerfs moteurs dans le même état que si l'on avait employé le curare. Ces ressemblances ont été surtout mises en lumière par MM. Martin Magron et Buisson. De plus, ici encore comme pour le curare et d'autres poisons, nous ne produisons pas une mort véritable ; il y a simple léthargie. On constate que le cœur qui, pendant la première période, suspendait ou ralentissait ses mouvements lors de chaque accès convulsif, reprend ensuite son rhythme normal ou à peu près, et continue à battre chez les Grenouilles ainsi empoisonnées : il est facile

d'entretenir les mouvements de cet organe chez les Mammifères au moyen de la respiration artificielle. En continuant pendant un temps suffisant l'insufflation pulmonaire, on arrive à ramener toutes les manifestations vitales chez un Mammifère, lorsque la quantité de poison absorbée n'est pas trop considérable. Quant aux Grenouilles, il ne faut que les laisser dans un endroit frais : la respiration cutanée suffit pour l'hématose. L'élimination du poison se fait peu à peu, les modifications de la moelle épinière disparaissent progressivement; il se fait une sorte de réparation par le repos et la nutrition; la léthargie se dissipe plus rapidement encore que dans l'empoisonnement par le curare, et alors on observe les mêmes phénomènes qui avaient précédé cette mort apparente. Pendant une période qui varie de quelques heures à deux ou trois jours, on voit survenir des convulsions qui cessent ensuite tout à fait, et l'animal revient entièrement à l'état normal.

En nous appuyant sur ces notions, nous devons repousser l'explication de M. Jacubowitsch, qui attribuait la mort par la strychnine et d'autres poisons violents à des ruptures de cellules dans la moelle. Puisque la vie n'est que suspendue dans ces cas, et puisqu'elle peut se rétablir dans toute sa plénitude, on ne peut pas admettre qu'il se produise dans la moelle une altération profonde de quelque nature qu'elle soit, et surtout une lésion aussi peu réparable que celle qui est admise par M. Jacubowitsch. D'ailleurs, l'observation directe m'a permis de démontrer qu'il n'y avait pas d'altération de ce genre.

J'ai essayé l'action de la strychnine chez les Invertébrés. Chez le Ver de terre, on observe les effets toxiques sous l'influence de ce poison introduit sous la peau : mais ces

effets paraissent souvent n'être que purement locaux, ou du moins il n'y a que les zoonites les plus rapprochés du lieu de l'introduction qui soient empoisonnés. La strychnine ne paraît avoir que peu d'action sur l'Écrevisse. Enfin, j'ai introduit, soit dans les tissus, soit dans la cavité pulmonaire d'Escargots, une grande quantité, jusqu'à 10 centigrammes, de strychnine, sans qu'il y ait eu le moindre effet toxique.

II.

Passons aux causes d'affaiblissement des fonctions réflexes de la moelle épinière.

Cet affaiblissement peut être produit par une excitation de la moelle, très-violente ou d'une durée assez longue. Les convulsions produites par la strychnine peuvent amener ce résultat, mais il peut être produit par d'autres causes. On l'obtient très-facilement en soumettant un animal à une faradisation généralisée et violente. Nous soumettons cette Grenouille à l'action incessante du courant intermittent de cette pile, dont un électrode est placé dans la cavité buccale, tandis que l'autre est en contact avec une partie voisine de l'anus, ou est même enfoncé dans l'anus. Voici quelques minutes d'écoulées depuis que l'on a commencé l'expérience : l'animal est immobile, dans une résolution complète, et vous voyez que nous ne pouvons plus provoquer d'actions réflexes : la neurilité des fibres nerveuses est très-affaiblie et l'excitabilité de la moelle a disparu. Un détail intéressant de cette expérience, c'est que l'excitabilité, qui ne tarde pas à reparaître, augmente ensuite progressivement, et même s'exagère, pendant quelques instants, avant de redevenir normale.

Dans les expériences qu'on fait sur la moelle épinière, il arrive quelquefois que l'excitabilité de cet organe est épuisée pour ainsi dire, par la violence et la durée des excitations produites par les diverses manœuvres de l'opération. Il est alors impossible, pendant quelques moments, de provoquer, soit de la douleur, soit des actions réflexes, en irritant tel ou tel point du corps, même alors que la lésion expérimentale de la moelle ne peut avoir aucune influence durable sur la conductibilité ni sur l'excito-motricité de cette partie des centres nerveux. Quelques minutes après l'opération, l'excitabilité renaît, et le pincement de la peau produit de nouveau de la douleur et des actions réflexes.

L'excitabilité de la moelle va de même être abolie momentanément chez cette Grenouille, dont je frappe vivement la tête à la région crânienne. Il y a d'abord une période d'excitation analogue, jusqu'à un certain point, à celle que nous avons observée chez la Grenouille que j'ai empoisonnée par la strychnine; mais, au bout d'un instant très-court, la commotion des centres nerveux aura produit le même effet que l'électrisation générale. Il y aura résolution complète des membres, et l'on ne pourra plus provoquer de mouvements réflexes.

Il se fait, dans ces différents cas, une modification très-légère de la substance grise de la moelle, modification que nous ne pouvons reconnaître que par ses effets, c'est-à-dire par l'abolition momentanée de l'excito-motricité, et qui se répare par le repos et la nutrition, car les effets de la commotion ne tardent pas à se dissiper et l'animal revient à son état normal.

L'éther et le chloroforme peuvent abolir temporairement aussi, chez les Batraciens, l'excitabilité du système nerveux central.

Dans cette revue rapide des causes de modification de l'excitabilité de la moelle épinière, nous ne devons pas omettre de mentionner l'influence des troubles de la circulation dans cet organe. Lorsque la moelle épinière ne reçoit qu'une quantité insuffisante de sang, il peut se produire, soit une exagération, soit un affaiblissement de l'excitabilité. La simple diminution de l'afflux sanguin normal, de même que l'abaissement du nombre des globules, semble être plutôt une cause d'exaltation de cette excitabilité qu'une cause de dépression. La tendance aux convulsions qu'on observe chez les anémiques pourrait nous servir ici de preuve, mais nous préférons interroger l'expérimentation. Très-souvent lorsqu'on soustrait une grande quantité de sang à un animal, il y a une période convulsive qui se manifeste lorsque la perte de sang est sur le point d'amener la syncope. Ce fait expérimental montre bien que l'anémie incomplète et brusque de la moelle donne lieu, au moins momentanément, à une suractivité, ou plutôt même à une excitation de la substance grise de la moelle épinière. Il en est de même, lorsque la quantité d'oxygène diminue rapidement dans le sang, comme le montrent les phénomènes convulsifs de l'asphyxie.

Il y a, au contraire, abolition entière et presque instantanée de l'excitabilité de la moelle épinière, lorsque la circulation y est subitement et totalement interrompue. Je vais le démontrer par une expérience qui porte le nom de celui qui la fit le premier, Sténon, et que les physiologistes ont souvent répétée. Sur ce Lapin, nous lions l'aorte en avant des artères rénales. On va recoudre rapidement la plaie de la paroi abdominale. Cette opération a pour résultat d'interrompre la circulation dans le train postérieur, comme aussi

dans la partie postérieure de la moelle épinière. Vous voyez que l'animal se tient encore dans son attitude normale, et qu'il marche en se servant de ses membres postérieurs comme des antérieurs; mais, dans quelques instants, la moelle va perdre ses propriétés, et le train postérieur sera paralysé complétement du mouvement et de la sensibilité.

L'effet qu'on obtient ainsi n'est donc pas tout à fait immédiat; il est plus net et plus brusque par le moyen qu'employait M. Flourens, et dont j'ai déjà eu occasion de faire usage sous vos yeux; je veux parler de l'injection d'une poudre inerte (lycopode) dans l'aorte. Lorsque j'ai fait cette expérience dans une des précédentes leçons, vous avez pu constater que le mouvement volontaire et la sensibilité sont abolis sur-le-champ dans le train postérieur, par une injection de ce genre, faite par une des artères crurales, en lançant l'eau et la poudre de lycopode qu'elle tient en suspension, de la périphérie vers le cœur. Je vous rappelle que la différence entre le résultat de ces injections et celui de la ligature de l'aorte tient à ce que, dans le premier cas, la circulation est tout aussitôt interceptée dans la moelle épinière, tandis que dans le second cas il peut y avoir encore une circulation, très-insuffisante il est vrai, par les artères spinales. Mais, dans l'expérience pratiquée au moyen de poudres inertes, on ne peut pas, comme dans l'expérience de Sténon, faire la contre-épreuve.

Vous voyez maintenant que le Lapin opéré sous vos yeux offre une paralysie complète du train postérieur; il traîne ses membres postérieurs inertes, en marchant uniquement à l'aide de ses membres antérieurs. Les nerfs et les muscles ont encore pourtant en ce moment leurs propriétés, et si l'irritation de la queue ou des extrémités digitales ne pro-

duit plus ni douleur, ni mouvements réflexes, c'est que l'excitabilité de la substance grise de la moelle a disparu, sous l'influence de l'arrêt du cours du sang, dans la région où la circulation est interrompue. Il y a d'ailleurs déjà quelques minutes que la paralysie est tout à fait complète; on peut donc maintenant enlever la ligature. La voici enlevée : le sang reprend son cours dans l'aorte abdominale et dans toutes ses branches ; cependant vous voyez que la paralysie ne se dissipe pas immédiatement. Il s'est déjà produit dans la substance grise de la moelle une légère altération, et cette altération ne peut disparaître que sous l'influence d'une irrigation sanguine de quelque durée. Dans quelques minutes, de légers mouvements réflexes se manifesteront dans les membres postérieurs lorsqu'on les excitera, et, bientôt après, la motilité volontaire et la sensibilité se rétabliront dans toute leur intégrité.

On pourrait faire cette expérience, à l'exemple de M. Brown-Séquard, sur un train postérieur de Mammifère, séparé complétement des parties antérieures, en injectant du sang oxygéné et défibriné dans l'aorte, alors que l'excitabilité de la moëlle épinière aurait disparu, ce qui a lieu presque immédiatement dans ces conditions. Par cette injection suffisamment répétée, et à condition qu'elle fût commencée quelques instants après la disparition de l'excitabilité de la moelle, on rétablirait cette excitabilité, en dissipant, par le conflit du sang avec la substance grise de la moelle, les modifications subies par cette substance.

L'influence du sang sur le maintien des propriétés et des fonctions des centres nerveux est tout à fait la même, lorsqu'il s'agit de l'encéphale, et je veux vous en parler

aujourd'hui même pour ne pas scinder ce sujet. On peut faire sur l'encéphale une expérience analogue à celle que Sténon avait instituée pour la moelle épinière. Voici comment Astley Cooper pratiquait cette expérience : il liait sur un Lapin les deux carotides ; puis il comprimait les artères vertébrales : la circulation du cerveau étant complétement suspendue, l'animal tombait dans un état comme apoplectique ; la respiration cessait au bout de quelques instants ; mais, s'il faisait cesser cette compression des artères vertébrales, dès que l'animal paraissait mort, il le voyait revenir à la vie et récupérer rapidement l'intégrité de ses fonctions cérébrales.

M. Brown-Séquard a fait cette expérience de la manière suivante. Il lie sur l'animal les artères carotides et vertébrales ; la respiration, je vous l'ai dit, cesse presque aussitôt, la mort paraît définitive ; mais l'expérimentateur pratique immédiatement la respiration artificielle, pendant quatre, cinq, huit minutes (une fois jusqu'à dix-sept minutes), et lorsqu'il enlève les ligatures, la respiration spontanée se manifeste de nouveau ; les mouvements volontaires reparaissent dans la tête et dans toutes les parties du corps ; la vie se rétablit complétement.

J'ai répété un assez grand nombre de fois l'expérience d'Astley Cooper sur des Chiens et des Lapins. Chez le Chien, comme cet auteur l'avait déjà signalé, la mort n'est pas ordinairement la suite immédiate de l'opération. Je puis dire même que je n'ai jamais vu la respiration s'arrêter sur-le-champ chez les Chiens que j'ai opérés, de quelque façon que fût faite l'expérience, que les quatre troncs artériels fussent comprimés ou qu'ils fussent même liés. Chez les Lapins, au contraire, l'expérience donne presque tou-

jours le résultat annoncé par Astley Cooper (1). Dans un cas, le résultat fut plus intéressant encore et doit être rapproché de ceux qu'obtenait M. Brown-Séquard, dans l'expérience que je viens de citer. J'ai vu, chez un Lapin, la compression des artères carotides et vertébrales déterminer une suspension des fonctions encéphaliques; mais, chose bien remarquable! la respiration spontanée continuait, le bulbe rachidien ayant échappé plus ou moins complétement à l'anémie encéphalique. Les mouvements spontanés et réflexes avaient entièrement disparu dans la face et les yeux; le tronc de l'animal vivait encore en supportant une tête physiologiquement morte. Eh bien, au bout de deux ou trois minutes, les moyens de compression ayant été enlevés, il se produisit d'abord des mouvements convulsifs assez violents qui ne durèrent que peu de temps, puis toutes les manifestations de la vie, tous les mouvements volontaires et autres reparurent peu à peu dans la tête; l'animal recommença à marcher et revint bientôt à son état normal.

On peut faire aussi, relativement à la question de l'influence du sang sur les fonctions des centres encéphaliques, des expériences intéressantes, en injectant dans les vaisseaux artériels destinés à ces centres, de l'eau tenant en suspension des poudres inertes. J'ai injecté, chez des Chiens, comme je l'avais fait pour la moelle épinière, de la poudre de lycopode en suspension dans une petite quantité d'eau. Lorsqu'on fait l'injection par une

(1) J'ai constaté, comme Astley Cooper, que, lorsqu'on ne lie que deux des artères qui vont à l'encéphale, la ligature des deux artères vertébrales produit, en général, un bien plus grand trouble des mouvements respiratoires que la ligature des deux carotides.

seule artère carotide, la poudre est lancée, non pas seulement dans les branches cérébrales de la carotide du côté injecté, mais encore dans les vaisseaux des deux côtés et même dans les branches de l'artère basilaire. Cependant je n'ai jamais obtenu un effet absolument immédiat. L'animal paraît éprouver une vive douleur, crie, s'agite, et ce n'est qu'après quelques instants, quelquefois seulement après plus d'une minute, que se produit le coma apoplectique. La respiration devient difficile ; les inspirations sont laborieuses, et les expirations, brusques ; mais les mouvements respiratoires ne s'arrêtent qu'au bout de quelques minutes. J'ai constamment observé ce résultat, cette survie momentanée des mouvements respiratoires, alors que les mouvements spontanés et les mouvements réflexes de la face et des yeux ont cessé et qu'il n'y a plus que les mouvements réflexes des membres. Le bulbe rachidien semble donc offrir une résistance toute spéciale à l'influence paralysante de l'arrêt du cours du sang dans les centres encéphaliques. Je retrouvais dans ces cas, comme je viens de le dire, de la poudre de lycopode dans tous les vaisseaux de l'encéphale ; mais pour bien m'assurer que la persistance temporaire de la respiration n'était pas due à une distribution incomplète des spores de lycopode dans ces vaisseaux, j'ai fait l'injection au même moment par les deux carotides au moyen d'une canule bifurquée, et après avoir préalablement lié les artères vertébrales : les mouvements respiratoires ont encore survécu quelques moments aux mouvements volontaires généraux et aux mouvements réflexes de la face (1).

(1) Lorsque l'interception du cours du sang n'est pas générale, comme dans le cas précédent, et qu'elle n'a lieu que dans des régions limitées de

Chez les Grenouilles, on peut faire des expériences analogues à celles d'Astley Cooper ; ces expériences, moins frappantes peut-être, en ce sens qu'il s'agit d'animaux bien inférieurs aux Mammifères, ne sont pas cependant sans intérêt, d'un côté, parce qu'on peut étudier du même coup les résultats de l'interception du cours du sang dans les divers centres nerveux (moelle épinière et encéphale), et d'un autre côté, à cause du temps pendant lequel l'excitabilité des centres nerveux peut rester éteinte pour ainsi dire, pour se ranimer complétement ensuite sous l'influence du rétablissement de l'irrigation sanguine. Pour faire ces expériences, on lie le cœur à l'origine des vaisseaux : il n'y a plus de circulation artérielle. Le cœur cependant

l'encéphale, l'animal peut survivre quelque temps, et lorsqu'il meurt, on trouve un ou plusieurs ramollissements, suivant que la circulation a été arrêtée dans un ou plusieurs points. Ce n'est plus avec de la poudre de lycopode qu'il faut faire l'expérience pour obtenir ce résultat : cette poudre est trop pénétrante, et son action ne se limite pas. Il faut se servir de corps étrangers plus gros que les spores de lycopode. J'ai fait des essais avec des graines de pavot ou avec des graines de tabac, dans mon cours de l'année 1865, c'est avec les dernières graines que j'ai le mieux réussi. J'ai déterminé ainsi dans un cas un ramollissement du cervelet. L'animal n'avait pourtant survécu que quelques heures à l'opération. MM. Prévost et Cotard, internes des hôpitaux, ont repris ce sujet, déjà traité d'ailleurs par plusieurs auteurs, et ont consigné leurs recherches dans un très-intéressant travail présenté à la Société de Biologie et actuellement en cours de publication dans la *Gazette médicale* de Paris. Le ramollissement qu'on produit ainsi est un phénomène consécutif nécessaire. Le résultat primitif, c'est la mort physiologique, c'est-à-dire l'abolition de la fonction d'abord, puis des propriétés vitales des parties qui ne reçoivent plus l'influence excitatrice du sang oxygéné ; le résultat ultérieur, c'est la mort anatomique, l'histonécrose : le ramollissement pour certains tissus est une des phases du travail de mortification.

continue à battre toujours, bien qu'il ne lance plus de sang dans le système artériel; au bout d'un temps qui varie d'une à trois heures et plus, suivant la force de l'animal et suivant la saison, l'excitabilité de la moelle est complétement anéantie ; la Grenouille nous offre tous les caractères de la mort complète, le cœur pouvant être considéré comme séparé de l'animal par la ligature. Si on prolonge l'expérience, le cœur continue à battre encore, bien que plus faiblement ; au bout de quelques heures la motricité des nerfs paraît réellement affaiblie. Si à ce moment, c'est-à-dire trois ou quatre heures après que l'excitabilité de la moelle a disparu, on délie l'aorte, la circulation se rétablit; mais l'animal reste encore bien longtemps à l'état de corps inerte. Ce n'est qu'au bout d'une demi-heure au moins, que de légers mouvements respiratoires se montrent, d'abord très-rares, très-irréguliers, puis plus fréquents: l'excitabilité de la moelle renaît un peu plus tard, au bout d'une ou deux heures environ, quelquefois même plus tard encore, et l'on peut alors déterminer des mouvements réflexes par l'excitation des diverses parties du corps; ce n'est qu'en dernier lieu que les mouvements volontaires reparaissent; et l'animal recouvre enfin la plénitude de ses fonctions. Ainsi donc, sous l'influence de l'irrigation sanguine, la nutrition et les combustions respiratoires intimes se rétablissent dans la moelle épinière et l'encéphale; les modifications déjà subies par ces centres nerveux se dissipent, et ils récupèrent leurs propriétés vitales.

Un procédé d'expérimentation très-intéressant permet de régénérer et d'exhumer pour ainsi dire chez un Mammifère les propriétés et les fonctions de l'encéphale, après

leur complète extinction. Ce procédé est celui que M. Brown-Séquard a employé dans de remarquables expériences. Sur un Chien qui vient d'être sacrifié, on sépare la tête du tronc, puis au bout de huit à dix minutes, alors que, depuis quelques moments déjà, toute trace d'excitabilité a disparu dans le bulbe rachidien et le reste de l'encéphale, on pratique, à l'aide d'un appareil approprié, des injections réitérées de sang défibriné et oxygéné à la fois dans les carotides et dans les vertébrales. Au bout de deux ou trois minutes, après quelques mouvements désordonnés, on voit les manifestations de la vie se montrer de nouveau; il y a, dans les muscles des yeux et dans ceux de la face, des mouvements qui paraissent prouver que les fonctions cérébrales se sont rétablies dans cette tête complétement séparée du tronc. Cette expérience est bien faite pour inspirer des réflexions sur la nature des facultés cérébrales. On pouvait d'ailleurs en prévoir le succès, lorsque l'on connaissait les faits de Sténon, ceux d'Astley Cooper et ceux de Legallois; ce dernier physiologiste avait même indiqué, avec une étonnante sûreté de vue, quels devaient en être les résultats. Permettez-moi, à ce sujet, de vous lire ce qu'il écrivait en 1812 (*Expériences sur le principe de la vie*, p. 134 et suivantes):

« Il est hors de doute que si les poumons et le cœur pouvaient continuer leurs fonctions avec tout autre tronçon, comme ils le font avec celui de la poitrine, on pourrait de même y entretenir la vie..... Mais si l'on pouvait suppléer au cœur par une sorte d'injection, et si en même temps on avait, pour fournir à l'injection, d'une manière continue, une provision de sang artériel, soit naturel, soit formé artificiellement, en supposant qu'une telle formation soit possible, on parviendrait sans peine à entretenir la vie indéfiniment dans quelque tronçon que ce soit, et par conséquent après la décapitation on l'entretiendrait dans la tête elle-

même, avec toutes les fonctions qui sont propres au cerveau. Non-seulement on pourrait entretenir la vie de cette manière, soit dans la tête, soit dans toute autre portion isolée du corps d'un animal, mais on pourrait l'y rappeler après son entière extinction ; on pourrait la rappeler de même dans le corps entier, et opérer par là une résurrection véritable et dans toute la force de l'expression. »

Legallois cite l'expérience de Sténon, et ajoute : « De même en liant toutes les artères qui vont à la tête, on réduirait cette partie à l'état de mort et toutes les fonctions intellectuelles propres à l'animal, sujet de l'expérience, seraient non pas seulement affaiblies, troublées ou suspendues, comme dans l'asphyxie ou la syncope, mais totalement anéanties pendant que le reste du corps serait bien vivant. Ces mêmes fonctions renaîtraient ensuite après qu'on aurait délié les artères. »

On voit, par cette citation, que M. Brown-Séquard n'a fait en quelque sorte que réaliser l'expérience imaginée par Legallois.

Peut-être serai-je taxé de témérité en avançant que cette expérience pourrait réussir sur l'Homme. Si un physiologiste tentait cette expérience sur une tête de supplicié, quelques instants après la mort, il assisterait peut-être à un grand et terrible spectacle. Peut-être pourrait-il rendre à cette tête ses fonctions cérébrales, et réveiller dans les yeux et les muscles faciaux, les mouvements qui, chez l'Homme, sont provoqués par les passions et les pensées dont le cerveau est le foyer. Je n'ai pas besoin de vous dire que si cette hypothèse se réalisait, les lèvres pourraient tout au plus figurer les articulations labiales, car cette tête serait séparée de l'appareil nécessaire à la production des sons. Pourquoi cette expérience ne réussirait-elle pas? Je laisse, bien entendu, les difficultés pratiques de côté ; mais je cherche en vain quelles peuvent être les difficultés théoriques. Il s'agit ici de physiologie générale, et il me semble évident

que ce qui a lieu pour les fonctions cérébrales d'un Mammifère pourrait se produire aussi chez l'Homme.

En résumé, l'arrêt complet de la circulation dans l'encéphale a pour effet nécessaire l'abolition des fonctions encéphaliques. Lorsque que l'arrêt de la circulation est partiel, les parties où a lieu l'anémie sont seules privées de leurs fonctions, et bientôt après, si la circulation ne se rétablit pas, elles perdent aussi leurs propriétés, puis enfin leur structure se détruit. Si le cours du sang se rétablit peu de temps après son interception, on voit se ranimer les fonctions momentanément abolies. Chez l'Homme, on observe les divers effets de l'anémie encéphalique, soit dans les cas d'épilepsie, où la perte initiale de connaissance paraît due, d'après M. Brown-Séquard, à la contraction des vaisseaux du cerveau, soit dans les cas de thrombose ou d'embolie, par suite de l'obturation des troncs artériels de la base de l'encéphale, ou de toutes les artérioles de telle ou telle région des différentes parties qui le constituent. La diminution de l'abord du sang dans les centres encéphaliques, soit par des causes du même genre, soit par la syncope, peuvent déterminer aussi des effets analogues, quelquefois presque aussi intenses, d'autres fois plus légers, et, en tous cas, ordinairement temporaires. Ces effets s'observent encore dans d'autres cas d'ischémie cérébrale, produite par un mécanisme différent mais ayant en définitive le même résultat ; je veux parler des cas d'altération athéromateuse très-prononcée des vaisseaux capillaires, cas dans lesquels le conflit normal entre le sang oxygéné et les éléments extra-vasculaires devient ou difficile ou impossible. Enfin un abaissement considérable du chiffre

des globules rouges du sang, ou une diminution très-marquée de la quantité physiologique d'oxygène, contenue dans le sang artériel, peuvent encore déterminer des effets du même genre. C'est surtout dans les parties de l'encéphale, situées au delà de la protubérance annulaire, que l'ischémie produit sur-le-champ un affaiblissement fonctionnel plus ou moins prononcé ; la plupart des cas désignés sous le nom de *congestion cérébrale* ne sont que des faits d'ischémie de cette sorte : une induction légitime, fondée sur ce que nous avons vu à propos de la moelle épinière, nous autorise à présumer que l'ischémie de l'isthme encéphalique peut, au moins momentanément, engendrer une excitation de cette partie des centres nerveux, et provoquer ainsi l'apparition de phénomènes convulsifs.

Je termine l'étude des phénomènes réflexes en vous disant que lorsque la circulation est intacte, l'excitabilité réflexe d'une partie de la moelle séparée des parties antérieures ou supérieures peut persister presque indéfiniment. M. Longet a constaté cette persistance après trois mois, et M. Schiff, après plus d'un an.

Je n'ai pas encore achevé l'étude physiologique de la moelle, mais je suis forcé de renvoyer à une autre époque plusieurs questions, entre autres celles qui sont relatives à l'influence de la moelle sur la nutrition, la circulation, la calorification, etc.

Je dirai un mot, en finissant cette leçon, d'une classe de phénomènes que l'on a rapprochés des mouvements réflexes, et auxquels on a donné le nom de phénomènes de sensibilité réflexe. Dans les traités, dans les cours de physiologie, on fait usage de cette dénomination,

et cependant elle est évidemment inexacte. Pourquoi, dans ce cas, avoir substitué ce mot à celui de sympathie qui était si bien placé ici? Qu'appelle-t-on ainsi? Ce sont des phénomènes dont un grand nombre se rattachent surtout à la physiologie du bulbe rachidien. L'irritation mécanique du conduit auditif externe donne lieu à une sensation spéciale, à un chatouillement de la gorge, et provoque des accès de toux. L'impression d'une vive lumière, celle du soleil, par exemple, sur les yeux, détermine un chatouillement particulier de la membrane muqueuse des fosses nasales et provoque ainsi, d'une façon indirecte, l'éternument chez des individus prédisposés. On peut joindre à ces exemples les sensations morbides sympathiques, les irradiations des névralgies, etc. Il y a une certaine récurrence pour les mouvements réflexes les plus simples, et c'est là ce qui leur a fait donner le nom qu'ils portent ; mais pour les phénomènes dont nous parlons maintenant, il n'y a rien de semblable. Il y a une excitation initiale d'origine périphérique dans beaucoup de ces cas, laquelle est transmise à un certain point des centres nerveux. De là, l'excitation est communiquée à un autre point central, qui est en rapport avec des fibres nerveuses sensitives venant d'une autre partie du corps. L'extrémité centrale de ces fibres se trouve ainsi excitée, et, d'après une loi bien connue du mécanisme de l'action des nerfs sensitifs, la sensation secondaire produite de cette façon est rapportée par le sensorium à la périphérie. Pour l'exemple tiré de l'impression d'une vive lumière, tout se passe dans le noyau d'origine du nerf trijumeau et de la manière que nous venons d'indiquer. L'impression de la lumière agit, dans ce cas, pour produire l'effet observé, non pas par l'inter-

médiaire de la rétine et du nerf optique, mais par les filets ciliaires du nerf trijumeau. Des expériences directes, celles de M. Castorani, ont en effet démontré que ce sont ces filets nerveux qui sont affectés lorsqu'il y a de la photophobie, et l'impression produite dans le cas dont il s'agit ici, doit porter, semble-t-il, sur les mêmes filets. Elle est donc transportée au foyer d'origine du nerf trijumeau, et là, il y a irradiation aux extrémités centrales des fibres du même nerf qui se rendent à la membrane muqueuse nasale. Ainsi, tout se passe dans le noyau d'origine du nerf trijumeau, une fois que l'impression y est arrivée. Où voit-on là une récurrence, un phénomène réflexe? Lorsqu'il s'agit du chatouillement produit dans le fond de la gorge par l'excitation du conduit auditif externe, il y a communication de l'irritation des fibres du nerf trijumeau aux extrémités centrales de certaines fibres des nerfs glosso-pharyngien et pneumogastrique. Tout se passe dans la protubérance et le bulbe rachidien, et il n'y a pas encore la moindre récurrence. Je ne parle, vous le comprenez bien, que des sensations secondaires qui seules sont en discussion, et non des réactions terminales, c'est-à-dire de l'éternument et de la toux: ces derniers phénomènes, même dans ces cas, peuvent en effet être considérés comme indirectement réflexes. Dans d'autres cas enfin, ce seront des groupes de cellules, auxquels aboutissent des nerfs sensitifs plus ou moins éloignés, qui se communiqueront l'excitation reçue; mais tout se passera encore dans le centre nerveux; il n'y aura pas récurrence véritable, comme dans le cas des mouvements réflexes. Ce mot de sensibilité réflexe est donc tout à fait impropre; il consacre une erreur physiologique évidente. Il faut donc le bannir du langage

scientifique. C'est par les termes de *sympathie* ou de *synesthésie* que l'on doit désigner les phénomènes en question; ou bien, avec Müller, on peut employer l'expression : *sensations associées*.

VINGT ET UNIÈME LEÇON.

23 juillet 1864.

BULBE RACHIDIEN.

Entrecroisement des pyramides. — Origines du nerf facial et des autres nerfs bulbaires. — Effet des excitations sur les diverses parties du bulbe rachidien.

J'ai terminé ce que je voulais vous dire sur la moelle épinière; nous allons aborder aujourd'hui l'étude de la moelle allongée, nommée encore bulbe rachidien. Nous procéderons, comme nous l'avons fait pour les centres jusqu'à présent. Nous prendrons comme type, pour ces notions générales, le bulbe des animaux supérieurs.

Ici commence l'encéphale. Le bulbe rachidien établit une communication entre les diverses parties de l'encéphale et la moelle épinière. Dans le bulbe rachidien, on trouve la continuation des faisceaux de la moelle épinière et des colonnes intérieures de substance grise entourées par ces faisceaux: mais on y constate de plus l'existence d'amas nouveaux de substance grise, indices anatomiques suffisants déjà pour montrer que le bulbe possède des fonctions surajoutées et plus ou

moins différentes de celles qui sont dévolues à la moelle épinière. Nous n'avons pas ici à envisager le bulbe rachidien (ou moelle allongée) sous le rapport de l'anatomie descriptive. Nous devons nous borner, avant d'aborder la physiologie du bulbe, à signaler quelques-unes des particularités de structure qu'il présente, et qui offrent de l'intérêt au point de vue physiologique.

Le bulbe rachidien n'a point de limites bien tranchées, du côté de la moelle épinière ; mais on est convenu de considérer l'entrecroisement des pyramides antérieures comme ses limites inférieures (nous prenons l'Homme comme type). En haut et en avant, la limite est le bord postérieur ou inférieur de la protubérance annulaire. Mais ici, comme du côté de la moelle, il n'y a aucune interruption. La moelle allongée se continue en arrière très-directement avec la moelle, dont elle est, en partie, le prolongement modifié ; et, en avant, ses faisceaux pénètrent dans la protubérance : quelques-uns d'entre eux s'unissent aux éléments de cette partie ou s'y terminent ; mais, pour la plupart, ils traversent la protubérance, pour aller au delà former une partie des pédoncules cérébraux et une partie des pédoncules cérébelleux.

Le point le plus saillant de l'anatomie des faisceaux du bulbe rachidien, c'est l'entrecroisement des pyramides antérieures. Les pyramides antérieures peuvent être considérées, d'après Arnold, dont l'opinion a été adoptée par la plupart des anatomistes, comme constituées par deux faisceaux intimement confondus. L'un de ces faisceaux, formant la portion externe de la pyramide, proviendrait de la partie la plus interne des faisceaux antérieurs, directement, c'est-à-dire, sans subir d'entrecroisement ; le faisceau

fibreux interne, plus considérable que l'externe, s'entrecroiserait seul avec le faisceau homologue de la pyramide du côté opposé. Chacun de ces derniers faisceaux se divise en plusieurs bandelettes qui s'entrecroisent sur la ligne médiane et qui, d'après Rosenthal, se rendraient aux faisceaux latéraux de la moelle ou en proviendraient. C'est aussi de cette façon que M. Longet a vu se faire la décussation des pyramides antérieures. L'entrecroisement commence à 2 centimètres environ du bord inférieur de la protubérance annulaire, et se fait dans une longueur de 8 millimètres environ. Vu en 1709 pour la première fois par Mistichelli, il fut observé de nouveau par Pourfour du Petit, en 1710. Cet entrecroisement si remarquable, admis par un grand nombre d'anatomistes, nié par d'autres, est maintenant au nombre des faits indiscutables. Toutefois, si l'on ne peut plus mettre en doute aujourd'hui l'existence de l'entrcroisement des pyramides antérieures, il est permis de regarder comme inexacte la description que l'on en donne. Ce que je conteste surtout, c'est la continuité exclusive des pyramides antérieures avec les faisceaux antérieurs et avec les faisceaux latéraux. Nos recherches anatomiques, d'accord en grande partie avec celles de M. Lockhart-Clarke, montrent que les pyramides antérieures sont formées par des fibres émanées : 1° des faisceaux antérieurs ; 2° des faisceaux latéraux ; 3° des faisceaux postérieurs ; 4° de la substance grise de la moelle épinière. A ces fibres, il faut même en ajouter d'autres qui font partie du groupe des fibres arciformes, et qui constituent parfois, soit d'un seul côté, soit, mais plus rarement, des deux côtés du bulbe, une portion assez notable de la pyramide antérieure. Pour être complet, il convient de

dire encore qu'il y a, au-dessous de la couche superficielle des fibres de chaque pyramide, des amas peu épais de substance grise, lesquels sont mis à nu dans certains cas d'atrophie de cette couche, ce qui transforme en teinte grise la coloration blanche normale de ces parties du bulbe. On peut prendre, tout à fait à tort, si l'on n'y fait pas attention, cette altération des pyramides pour le résultat d'une véritable sclérose.

Les pyramides antérieures traversent la protubérance annulaire et vont former une partie des pédoncules cérébraux. Elles se rendent surtout dans les corps striés. Il est très-facile de les suivre jusque-là, et d'ailleurs certains faits d'anatomie pathologique montrent bien qu'il en est ainsi. Dans les cas de lésion étendue et ancienne des corps striés, par ramollissement ou par hémorrhagie, la pyramide antérieure du côté correspondant se trouve presque toujours atrophiée. Ces faits, signalés par M. Cruveilhier, étudiés avec grand soin par M. Ludwig Türk, pourraient servir aussi de démonstration pour prouver l'existence d'un entrecroisement des pyramides; car, ainsi que ces auteurs l'ont fait voir, la lésion secondaire ne s'arrête pas à la pyramide du côté correspondant, mais elle traverse la ligne médiane, au niveau de l'entrecroisement des pyramides, et atteint une partie de la moitié opposée de la moelle, dans toute sa longueur. Cette atrophie descendante commence à se manifester peu de temps après que l'altération du corps strié s'est produite, et ce sont surtout les cas récents que M. Ludwig Türk a étudiés, tandis que M. Cruveilhier n'ayant pas fait usage du microscope, n'avait pu reconnaître que les cas anciens, ceux dans lesquels les faisceaux ont diminué de volume et ont pris une teinte grisâtre. Nous

avons eu, M. le docteur Charcot et moi, l'occasion de voir un grand nombre de faits de ce genre à l'hospice de la Vieillesse (Salpêtrière), et nous avons pu confirmer ainsi par nous-mêmes les observations de M. Cruveilhier et de M. L. Türk.

L'atrophie descendante se manifeste surtout dans les cas où la lésion primitive a détruit une partie des irradiations blanches qui traversent les corps striés. Lorsque la substance grise d'un des noyaux de ce corps, soit du noyau caudé ou intra-ventriculaire, soit du noyau lenticulaire ou extra-ventriculaire, est seule atteinte, il est rare de voir une atrophie appréciable du bulbe rachidien et de la moelle. Au contraire, quand les faisceaux blancs du corps strié sont altérés, et surtout si l'altération est étendue, on peut, au bout de plusieurs jours, de dix à vingt jours, par exemple, reconnaître, à l'aide du microscope, une modification déjà bien appréciable dans toutes les parties qui présenteront plus tard une atrophie visible à l'œil nu. En effet, si l'on examine les parties basilaires superficielles du pédoncule cérébral du côté correspondant, le prolongement de la pyramide antérieure dans la protubérance, la pyramide elle même, toujours du même côté, et, de l'autre côté, le faisceau latéral de la moelle, on y trouve un nombre plus ou moins grand de corps granuleux ; tandis que les parties homologues du côté opposé ne présentent rien de semblable. Il y a d'ordinaire une altération concomitante des vaisseaux : elle consiste, ainsi que nous avons pu le constater, M. Charcot et moi, dans l'existence de granulations graisseuses dans la paroi des vaisseaux. Quelquefois ces vaisseaux sont comme enveloppés d'une couche de corps granuleux. Plus tard, le travail d'atrophie est devenu bien plus manifeste,

et, quelques semaines après le début, la lésion, comme je l'ai dit, est devenue appréciable à l'œil nu. Une partie du pédoncule cérébral a pris une teinte grise, un peu ambrée, et une demi-transparence anormale. Le tissu peut, en même temps, être beaucoup plus mou que dans l'état normal. L'altération siége presque constamment au même point, c'est-à-dire à la face basilaire du pédoncule. D'après les observations que nous avons pu faire, M. Charcot et moi, la partie du pédoncule qui s'atrophie ainsi secondairement varie suivant la région du corps strié détruite par la lésion primitive : ainsi ce sont les faisceaux internes du pédoncule qui s'altèrent lorsque la lésion siége dans la région antérieure du corps strié ; ce sont les faisceaux médians, lorsque la lésion atteint la partie moyenne de ce corps, et enfin, l'atrophie a lieu à la partie externe du pédoncule lorsque la lésion siége dans la portion postérieure du corps strié La partie atrophiée est le plus souvent plus large en avant qu'auprès de la protubérance; et, si l'on ne voyait pas, dans un grand nombre de cas, par la comparaison des deux pédoncules, que la réduction du volume de celui qui offre l'atrophie superficielle est en réalité assez notable, ou même parfois très-prononcée, il semblerait, d'après l'inspection seule de la partie devenue grise, qu'il n'y a, en somme, qu'une assez faible portion de la région superficielle du pédoncule qui soit ainsi altérée. La moitié correspondante de la protubérance est fréquemment moins saillante que l'autre moitié, et moins étendue dans toutes ses dimensions, de telle sorte que la protubérance est devenue asymétrique.

La pyramide antérieure du même côté offre aussi une bien moins grande saillie que celle du côté opposé, et l'olive correspondante peut, à cause de cela, et sans avoir subi elle-

même de lésion, paraître plus proéminente: en même temps, la pyramide a pris, comme la portion altérée du pédoncule, une teinte gris jaunâtre très-apparente, et sa consistance a souvent diminué. Puis, sur les coupes de la moelle, on reconnaît une asymétrie parfois assez marquée ; la moitié du côté opposé à celui où siége l'altération du corps strié, du pédoncule, de la protubérance et de la pyramide, est moins volumineuse que l'autre moitié ; et, en regardant avec attention la surface de la moelle, on y reconnaît quelquefois une teinte grisâtre siégeant dans la partie postérieure du faisceau latéral de la moitié atrophiée. Le plus souvent pourtant, l'altération ne se voit que sur les coupes transversales, parce qu'elle n'atteint pas tout à fait la surface. C'est d'ailleurs la partie postérieure de ce faisceau latéral, celle qui se rapproche du faisceau postérieur, qui est atteinte par l'atrophie descendante. On remarque enfin que cette atrophie diminue d'étendue, à mesure que l'on examine des régions de plus en plus inférieures de la moelle.

L'examen microscopique confirme ces résultats de l'examen à l'œil nu. Les parties atrophiées, étudiées sur des tranches minces, faites après macération suffisante dans l'acide chromique, ne contiennent presque plus de fibres nerveuses ; on voit, au contraire, une grande abondance de tissu conjonctif, dont une partie est sans doute formée par les gaînes des fibres atrophiées ; et l'emploi de certains réactifs, la coloration par le carmin ou la fuchsine, par exemple, montrent l'altération d'une façon encore plus évidente. Il y a souvent un certain nombre de corps amyloïdes répartis au milieu du tissu atrophié ; quelquefois ces corps sont en quantité très-considérable. L'examen de tranches minces de la moelle, dans ces cas, permet de

bien déterminer l'endroit exact du faisceau latéral qui s'atrophie, ce qu'on peut faire du reste, même à l'œil nu, sur les coupes de la moelle fraîche, lorsqu'on les regards avec attention. L'atrophie descendante siége dans la partie postérieure du faisceau latéral, près de la limite externe du faisceau postérieur correspondant : comme je l'ai déjà dit, elle n'envahit pas d'ordinaire les fibres superficielles, de sorte que l'on voit, en arrière de la partie atrophiée, une mince couche saine au dessous de la pie-mère.

La manière dont on décrit les rapports des pyramides antérieures avec les faisceaux de la moelle conduit à penser que, dans les cas dont il s'agit, il devrait y avoir aussi une atrophie descendante des parties les plus internes du faisceau antérieur, du côté correspondant à la pyramide atrophiée. Or, je crois pouvoir affirmer que cette atrophie n'a lieu que très-exceptionnellement. Du moins je ne l'ai vue que très-rarement d'une façon bien nette.

Quoi qu'il en soit, les faits dont je viens de vous parler méritent toute votre attention, car non-seulement ils démontrent que les fibres des pyramides antérieures vont en grande partie dans les corps striés, mais ils prouvent encore qu'un certain nombre des fibres de la moelle épinière vont jusqu'à ces mêmes corps. Comme j'ai eu occasion de le dire précédemment, on ne peut en effet attribuer l'atrophie secondaire de ces fibres à une simple abolition de leurs fonctions. Ainsi que pour l'atrophie des fibres des nerfs après leur séparation des centres nerveux, il faut admettre que l'atrophie dépend ici de ce que les fibres altérées de la moelle sont séparées de leurs centres trophiques. Or, la substance grise de la moelle reste intacte dans ces cas, et l'on est conduit à admettre que c'est

bien la lésion du corps strié, qui a séparé les fibres du faisceau latéral de leurs foyers nutritifs, et que ces foyers siégent par conséquent dans le corps strié lui-même, ou plus haut peut-être, pour certaines de ces fibres, dans les amas de substance grise des hémisphères cérébraux eux-mêmes (1).

Le bulbe rachidien, de même que la moelle épinière, est constitué par des fibres longitudinales qui forment les différents faisceaux de sa couche extérieure, et par des amas de substance grise. Outre les fibres qui forment les faisceaux longitudinaux, il y a d'autres fibres qui suivent des directions variées : parmi ces fibres on remarque : 1° les fibres

(1) Depuis le moment où j'exposai cette manière de voir, j'ai eu l'occasion d'observer de nouveaux faits qui m'ont inspiré des doutes sur sa légitimité. Je ne dirai un mot que des plus saillants d'entre ces faits. J'ai vu un cas dans lequel il y avait une atrophie des fibres blanches des pyramides antérieures, dans une partie de la longueur de ces faisceaux, et cependant, au-dessus et au-dessous de la partie atrophiée, les fibres pyramidales avaient leur apparence et leur structure normales. Comment expliquer cette absence d'atrophie, soit descendante, soit ascendante, dans un cas de ce genre ? Il n'y avait pas de lésion des corps striés, ni des couches optiques, ni des hémisphères cérébraux. C'était bien un cas d'atrophie isolée d'une partie de la longueur des fibres des pyramides. Dans un autre cas, il s'agissait d'une altération de la moelle, sur laquelle mon ami M. le docteur Charcot a fait un travail très-intéressant : c'était un exemple de sclérose en plaques disséminées sur divers points de la longueur et de la circonférence de la moelle épinière (il y avait dans ce cas une contracture permanente, depuis quelques années, des quatre membres). Eh bien ! ici encore, l'atrophie était bien circonscrite dans les points atteints, et ne s'étendait pas aux parties situées au-dessus ou au-dessous, comme la théorie généralement admise, relativement à la propagation des atrophies, l'aurait exigé. On voyait, à une certaine hauteur, une partie du faisceau antéro-latéral droit tout à fait atrophiée ; une coupe, faite 2 centimètres plus bas, montrait que cette même partie était là redevenue

dites arciformes dont les relations terminales ne sont pas encore très-exactement connues ; 2° les fibres des nerfs qui naissent du bulbe, fibres à direction en général perpendiculaire à l'axe longitudinal du bulbe, mais dont le trajet n'est pas rectiligne ; 3° des fibres transversales formant des commissures entre les deux moitiés du bulbe. Un grand nombre de ces dernières fibres se rendent de l'intérieur d'une des olives à l'intérieur de l'autre : c'est surtout aux recherches de M. de Lenhossek qu'on est redevable de la connaissance de ces fibres. Je laisse de côté les diverses autres fibres que le bulbe rachidien renferme

tout à fait saine, tandis que, du côté opposé, il y avait une atrophie plus ou moins étendue du même faisceau, et plus bas encore, l'un et l'autre faisceau étaient à peu près sains. Les faisceaux postérieurs présentaient aussi une atrophie très-irrégulièrement variable, suivant les hauteurs auxquelles on pratiquait des coupes transversales. Je dis que des faits de ce genre sont de nature à ébranler la théorie d'après laquelle les lésions atrophiques de la moelle —soit celles qui sont descendantes et consécutives à une altération des centres encéphaliques, soit celles qui sont ascendantes et qui ont lieu sous l'influence d'une altération limitée des faisceaux postérieurs,— proviendraient de ce que les fibres des faisceaux antéro-latéraux dans le premier cas, et les fibres des faisceaux postérieurs dans le second, sont détachées de leurs centres trophiques. Pourquoi, en effet, ces lésions secondaires ne se seraient-elles pas produites, dans les faits que je viens de citer? Je crois donc qu'il faut probablement l'intervention d'une autre cause, pour la production des atrophies secondaires ascendantes ou descendantes, et cette autre cause serait l'irritation des faisceaux qui doivent subir progressivement cette atrophie. La lésion primitive produirait une irritation prolongée des faisceaux fibreux en rapport direct avec la partie altérée ; et, sous l'influence de cette irritation, traduite ou non pendant la vie par des troubles fonctionnels, un travail atrophique détruirait peu à peu les éléments de ces faisceaux, en suivant la même direction que l'irritation elle-même.

encore, car je n'ai pas l'intention d'exposer la texture de cette partie si compliquée.

Ce qui, du reste, caractérise principalement le bulbe rachidien, ce sont les amas de substance grise qui y sont contenus ; et ces amas, comme dans les autres points du système nerveux, sont en partie constitués par des cellules nerveuses. Ainsi, l'on trouve de la substance grise dans l'écorce des olives, et là, cette substance renferme, d'après divers auteurs, un grand nombre de petites cellules chargées d'une grande quantité de pigment jaune (1). Dans les parties postérieures du bulbe se trouve encore de la substance grise, continue avec celle du plancher du quatrième ventricule, et qui contient des cellules semblables à celles de la couche superficielle de ce plancher. Enfin, les faisceaux restiformes contiennent aussi des amas de la même substance. Ajoutez à ces différentes

(1) Chez l'Homme adulte et chez le Vieillard, ces cellules ont certainement des caractères qui les différencient des autres cellules non-seulement du bulbe rachidien, mais encore de toutes les parties des centres nerveux. Elles sont d'ordinaire irrégulièrement arrondies et munies de prolongements mal définis. Elles ont une sorte d'éclat gras et ne se colorent pas sous l'influence de la fuchsine comme les autres cellules nerveuses; elles paraissent même résister à l'action de cette substance beaucoup plus que le tissu qui les environne : de plus, beaucoup d'entre elles semblent ne pas posséder de noyau ; jamais même le noyau n'est bien distinct, et l'on ne voit le plus souvent que quelques granulations irrégulièrement distribuées dans leur cavité. Les olives n'occupent pas, chez la plupart des Mammifères, la même situation que chez l'Homme, et elles sont plus petites que chez lui. Chez le Mouton, par exemple, la lame plissée qui représente les olives est très-peu développée et se trouve dans la partie postérieure (inférieure) des pyramides antérieures, à une petite distance de la surface de ces pyramides, et près de leur entrecroisement.

masses de substance grise, les prolongements des colonnes grises de la moelle épinière. D'après M. Jacubowitsch, toutes les cellules que renferment ces divers amas de substance grise (à l'exception probablement des cellules de l'écorce des olives) appartiendraient à l'ordre des cellules sensitives. Les doutes que j'ai émis sur la légitimité des déterminations de M. Jacubowitsch me paraissent devoir être rappelés ici, et même ils me paraissent bien plus fondés encore que lorsqu'il s'agissait de la moelle épinière. Quelles sont les raisons plausibles sur lesquelles on s'appuierait pour considérer comme sensitives les cellules nerveuses du bulbe rachidien ? Cette partie des centres nerveux serait-elle donc affectée exclusivement au service de la sensibilité? Il est clair qu'il n'en est rien. C'est donc uniquement d'après la forme des cellules qu'est établie cette désignation fonctionnelle des cellules de la protubérance. Quel est le physiologiste qui acceptera de pareilles déductions?

En tout cas, il y a bien dans le bulbe un certain nombre de groupes de cellules qui ne peuvent pas être rangés parmi les éléments sensitifs ; ce sont ceux qui servent de foyers d'origine à plusieurs nerfs crâniens moteurs. Car la moelle allongée contient, comme Stilling l'a montré le premier très-nettement, les noyaux d'origine du nerf moteur oculaire externe, du nerf facial, du nerf hypoglosse et du nerf spinal. Il renferme de plus les noyaux d'origine de nerfs mixtes, tels que le nerf glosso-pharyngien et le nerf pneumogastrique, et de nerfs purement sensitifs, tels que le nerf acoustique et une partie du nerf trijumeau. Cette partie du trijumeau forme une racine descendante qui, chez l'Homme, n'est pas immédiatement visible à la surface du bulbe, tandis que chez beaucoup d'autres Mammifères,

chez les Carnassiers, par exemple, elle forme un des faisceaux superficiels du bulbe, sous la forme d'un cordon allongé, qui descend sur les côtés du faisceau restiforme et se termine en pointe un peu au-dessous du niveau de l'angle postérieur du quatrième ventricule.

Les racines de ces différents nerfs ont toutes des origines analogues à celles des nerfs spinaux : l'origine réelle ou profonde a lieu du même côté que l'origine apparente. Les généralités que j'ai indiquées pour ceux-ci s'appliquent aux nerfs qui naissent de la moelle allongée. Je ne puis m'attacher à vous le prouver par une description minutieuse de l'origine de chacun des nerfs qui prennent naissance dans le bulbe rachidien. Je vais, à titre d'exemple, vous parler d'un seul de ces nerfs, du nerf facial. Nous verrons ainsi que le mode d'origine de ces nerfs se rapproche beaucoup du mode d'origine des nerfs spinaux, et de plus, vous pourrez constater jusqu'à quel point la physiologie peut servir utilement l'anatomie, et lui fournir quelquefois les données les plus précises et les plus exactes.

Le nerf facial tire son origine apparente de la partie la plus externe de la fossette sus-olivaire, en dedans du nerf acoustique. Son origine profonde, décrite par M. Stilling, par nous-mêmes, M. Philipeaux et moi, par M. Kölliker, par Schröder van der Kolk, est indiquée maintenant à peu près de la même façon par tous les anatomistes. Le noyau d'origine réelle de ce nerf fait saillie sur le plancher du quatrième ventricule, sous la membrane ventriculaire, entre le *locus cœruleus* et le sillon médian, un peu en avant du milieu de la longueur du ventricule. Il est formé d'une matière finement granuleuse au milieu de laquelle se trouvent des cellules nerveuses assez volumineuses, multipo-

laires, et très-rapprochées les unes des autres. On peut arriver à suivre par la dissection les fibres de la racine du nerf facial, depuis l'origine apparente jusqu'à l'origine profonde ; on peut encore étudier le trajet de ces fibres dans l'intérieur du bulbe, au moyen de minces tranches, faites sur des pièces durcies par une immersion suffisamment prolongée dans l'acide chromique. On peut voir ainsi la racine se diriger du point d'origine apparente vers le plancher du quatrième ventricule par un trajet sinueux, mais contenu presque complétement dans un même plan à peu près perpendiculaire à l'axe longitudinal du bulbe : on arrive même, à l'aide du microscope, à suivre quelques fibres du nerf jusqu'aux cellules du noyau d'origine. Mais arrivées là, que deviennent les fibres de la racine ? Un bon nombre ne dépassent pas le noyau et y naissent probablement. D'autres, d'après M. Stilling et Schrœder van der Kolk, traversent la ligne médiane pour aller dans l'autre moitié du bulbe. Le dernier de ces anatomistes admet en outre que deux ordres de fibres, dont il faut tenir compte en décrivant l'origine du nerf facial, partent des noyaux d'origine : les unes établiraient des commissures entre le noyau de l'un des nerfs faciaux et le noyau de l'autre nerf facial ; les autres s'entrecroiseraient avec leurs homologues sur la ligne médiane et iraient dans la moitié opposée du bulbe, où leur trajet ultérieur ne pourrait pas être nettement déterminé.

L'entrecroisement formé par ces fibres établit-il une influence entièrement croisée du bulbe rachidien sur les nerfs faciaux ? question physiologique importante et que l'anatomie seule est impuissante à résoudre. Or on peut, à l'aide de l'expérimentation, arriver à une solution très-

nette. Il suffit de pratiquer, sur des Mammifères vivants, une section longitudinale suivant bien exactement le sillon médian antéro-postérieur du plancher du quatrième ventricule. J'ai fait plusieurs fois cette expérience sur des Chiens et des Lapins, et il m'a été facile de constater que cette section qui coupait toutes les fibres pouvant aller, soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire du noyau d'origine, d'une des moitiés du bulbe dans l'autre, ne paralysait d'une façon notable ni l'un ni l'autre des nerfs faciaux. On pouvait encore provoquer des clignements réflexes dans l'un et l'autre œil, et même il s'y produisait des clignements spontanés. Il est certain que s'il y avait eu un entrecroisement quelque peu considérable, il aurait dû y avoir une paralysie bilatérale plus ou moins marquée, et que la paralysie bilatérale aurait été complète s'il s'était agi d'un entrecroisement complet. Cette expérience démontre donc que les fibres qui partent du noyau d'origine d'un des nerfs faciaux pour aller s'entrecroiser sur la ligne médiane avec les fibres correspondantes nées du noyau de l'autre facial, ne jouent qu'un faible rôle dans l'influence croisée que l'encéphale exerce sur la face, car les observations pathologiques démontrent que cette influence croisée est assez considérable. Quant aux fibres commissurales, elles ont bien la signification physiologique que l'on avait prévue d'après les données anatomiques. Elles établissent une synergie fonctionnelle entre les deux nerfs faciaux, pour certaines actions qui ont lieu d'ordinaire, au même moment, des deux côtés. Ainsi, le clignement qui se répète à des intervalles variés, sans que la volonté paraisse y prendre la moindre part, se fait simultanément des deux côtés ; et chez le Chien, il en est tout à

fait de même que chez l'Homme. Or, si l'on observe ce qui advient de ce clignement, lorsqu'on a pratiqué l'opération que je viens d'indiquer, c'est-à-dire lorsqu'on a fait une section même superficielle, suivant le sillon longitudinal antéro-postérieur du plancher du quatrième ventricule, au niveau de l'intervalle qui sépare les deux noyaux d'origine des deux nerfs faciaux, on reconnaît que le synchronisme du clignement bilatéral est complétement rompu. L'animal cligne d'un côté, puis de l'autre, ou parfois deux ou trois fois de suite d'un côté, avant de faire un clignement du côté opposé; mais il n'y a plus de clignement bilatéral simultané.

Par des opérations analogues, on peut pratiquer des lésions transversales du plancher ventriculaire en avant ou en arrière du noyau d'origine d'un des nerfs faciaux, et l'on constate qu'après ces lésions le facial du côté correspondant n'est pas paralysé d'une façon appréciable. Le noyau d'origine du nerf facial n'est donc pas mis en rapport avec la moitié opposée de l'encéphale par des trousseaux de fibres qui se dirigeraient obliquement vers cette moitié, soit d'arrière en avant, soit d'avant en arrière. De toutes les lésions limitées que l'on peut imaginer, il n'en est qu'une qui paralyse d'une façon certaine le nerf facial, c'est une incision longitudinale du plancher du quatrième ventricule, faite un peu en dehors du noyau d'origine de ce nerf, à 3 ou 4 millimètres en dehors du sillon antéro-postérieur; si l'incision est superficielle.

De ces diverses expériences il résulte donc que l'origine du nerf facial d'un côté a lieu tout entière dans un amas limité de substance grise, situé du même côté que lui dans l'intérieur du bulbe ou de la protubérance (car l'endroit

où se trouve placé cet amas gris correspond à peu près au niveau de l'union du bulbe rachidien à la protubérance). Cet amas de substance grise, ce noyau d'origine du nerf facial, est relié au noyau d'origine de l'autre nerf facial par des fibres commissurales. L'influence croisée de l'encéphale sur les nerfs faciaux ne saurait s'expliquer par un entre-croisement direct de ces deux nerfs, car il n'y a pas d'entrecroisement de ce genre, ou, s'il y a une décussation, elle est très-incomplète. La transmission des excitations centrifuges provenant des parties antérieures de l'encéphale, et destinées à mettre en jeu l'un des nerfs faciaux, se fait sans doute là comme elle paraît se faire dans la moelle pour les nerfs rachidiens, c'est-à-dire par n'importe quelle portion de la substance grise du bulbe et de la protubérance, pourvu que la continuité de cette substance grise avec le noyau d'origine du nerf facial ne soit nulle part complétement interrompue. Il n'y a pas, je le répète, d'entrecroisement direct et complet des fibres du nerf facial, ni de fibres émanées de son noyau d'origine, pas plus qu'il n'y en a pour les fibres des racines antérieures des nerfs rachidiens, celles-ci n'étant que très-indirectement entrecroisées par l'intermédiaire des décussations de la commissure antérieure et des pyramides antérieures. C'est par les relations qui mettent en rapport une des moitiés de l'isthme de l'encéphale avec l'hémisphère cérébral du côté opposé, que s'établit presque exclusivement l'influence croisée de l'encéphale sur les nerfs faciaux. Or, ces relations ne sont point douteuses, et, soit dans le bulbe rachidien, soit surtout dans la protubérance annulaire, de nombreuses fibres entrecroisées relient la moitié droite à la moitié gauche, et réciproquement. En est-il absolument de

même chez l'Homme? N'y a-t-il pas des fibres appartenant au facial lui-même ou se rendant à son noyau d'origine, qui subissent un entrecroisement? Je n'oserais le nier. En tout cas, un fait qui ressortirait des observations pathologiques, c'est que ces fibres entrecroisées seraient destinées surtout à la face et n'iraient qu'en bien petit nombre aux muscles des paupières; car l'hémiplégie faciale, produite par les lésions du cerveau proprement dit, frappe principalement sur les mouvements des joues, du nez et des lèvres, mais n'atteint que rarement, ou que faiblement, en général, les mouvements de l'orbiculaire des paupières.

Ce que je viens de vous exposer, relativement à l'origine du nerf facial, pourrait s'appliquer au mode d'origine des autres nerfs qui naissent du bulbe rachidien. Les mêmes expériences qui m'ont servi à bien délimiter le mode d'origine du nerf facial m'ont donné des résultats du même genre pour le nerf oculo-moteur externe. Il est incontestable, plus encore peut-être que pour le nerf facial, qu'il n'y a entre les deux noyaux d'origine de la sixième paire qu'un entrecroisement insignifiant, si même il en existe un (1). Et il en est de même des autres nerfs bulbaires.

(1) Les expériences qui consistent en incisions longitudinales antéro-postérieures, faites au niveau du sillon médian du plancher du quatrième ventricule, peuvent aussi servir à démontrer qu'il n'y a pas de communications directes, par des fascicules de fibres nerveuses, entre le noyau d'origine d'un des nerfs oculo-moteurs externes et le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun du côté opposé, comme on l'a supposé pour expliquer la synergie du muscle droit externe d'un des yeux et du muscle droit interne de l'autre œil. Jamais les mouvements des yeux de droite à gauche et de gauche à droite n'ont été abolis par les lésions de ce genre, lorsqu'elles étaient pratiquées exactement sur la ligne médiane.

C'est donc là un fait général et qui m'a paru devoir être signalé.

Abordons maintenant la physiologie du bulbe rachidien. Nous procéderons comme nous l'avons fait pour la moelle épinière, c'est-à-dire que nous étudierons d'abord les effets des excitations sur les diverses parties du bulbe rachidien ; puis nous envisagerons le bulbe comme organe de transmission, servant d'intermédiaire entre les parties antérieures de l'encéphale et la moelle épinière ; et enfin nous chercherons à déterminer les fonctions qu'il accomplit en tant que centre nerveux.

Effets des excitations sur les diverses parties du bulbe rachidien. — Il est beaucoup plus difficile d'étudier ces effets sur le bulbe que sur la moelle épinière ; on est loin d'obtenir des résultats aussi nets quand on irrite les pyramides, les olives, etc., que quand on irrite les faisceaux de l'axe nerveux rachidien. Probablement les pyramides antérieures sont excitables ; nous avons vu l'excitation portée sur elles donner lieu à des convulsions : peut-être produit-on en même temps de la douleur? L'analogie, du reste, porte à accorder aux pyramides antérieures la faculté d'être motrices, puisqu'elles sont en partie la continuation des faisceaux antéro-latéraux de la moelle épinière, et nous avons vu que les faisceaux antéro-latéraux de la moelle épinière sont doués de motricité. De plus, nous présumons que les pyramides antérieures pourraient bien être sensitives et excito-motrices, parce que l'anatomie nous démontre qu'elles sont en relation avec les faisceaux postérieurs et avec les diverses parties de la substance grise.

Quant aux autres faisceaux des parties antérieures et latérales du bulbe rachidien, nous n'avons que des notions incomplètes sur les effets produits par leur irritation. Elles sont bien certainement douées aussi de motricité ; mais il n'est pas certain que l'excitation de ces parties, des faisceaux sous-olivaires, par exemple, ne provoque pas de la douleur.

On aurait pu croire que les faisceaux restiformes n'auraient donné lieu à aucune discussion, car ils sont facilement accessibles, et l'on peut très-aisément les soumettre aux divers agents d'excitation. Et cependant voyez ce qui en est. M. Longet les a trouvés très-sensibles, et il tire des résultats qu'il a obtenus un argument en faveur de son opinion sur le rôle des faisceaux postérieurs de la moelle. Ces faisceaux sont, dit-il, les conducteurs de la sensibilité des diverses parties du corps ; et les corps restiformes, qui sont, suivant lui, la continuation de ces faisceaux, sont sensibles, comme ils devaient l'être. M. Brown-Séquard, réfutant M. Longet, déduit de ses expériences une proposition très-différente de celle-ci. Pour lui, « les corps restiformes, s'ils sont sensibles, ne le sont qu'à un très-faible degré. » Lequel de ces deux physiologistes, si autorisés, a définitivement raison ? J'ai voulu m'éclairer sur cette question. J'ai fait plusieurs expériences sur des Chiens et des Lapins. Après avoir mis la face supérieure du bulbe rachidien à nu, j'ai excité de diverses façons les corps restiformes, et j'ai constaté qu'ils sont en réalité très-sensibles et excito-moteurs : au moment de l'irritation, les animaux ont fait de brusques sursauts et ont poussé des cris de vive douleur. Je conçois à peine qu'on ait pu mettre ce fait en doute. Ils se comportent donc comme les

faisceaux postérieurs. Toutefois nous nous garderons bien de conclure, comme l'avait fait M. Longet. La sensibilité des faisceaux restiformes ne saurait prouver à elle seule qu'ils sont les prolongements directs des faisceaux postérieurs. D'ailleurs l'anatomie démontre, au contraire, que les faisceaux restiformes n'ont que des relations très-limitées avec les cordons postérieurs. Les atrophies qui frappent sur les cordons postérieurs dans le *tabes dorsualis* parlent aussi dans le même sens; car, dans leur propagation de bas en haut, elles respectent toujours les corps restiformes proprement dits. Lorsqu'elles montent jusqu'à ce niveau, elles n'altèrent, en général, que les faisceaux grêles postérieurs et leurs prolongements; mais parfois elles envahissent aussi les faisceaux les plus rapprochés de ces prolongements, faisceaux qui font suite aux cordons postérieurs, et qui, chez beaucoup d'animaux, sont séparés des vrais corps restiformes par les racines descendantes des nerfs trijumeaux. De plus, les expériences de M. Brown-Séquard ont établi que la section transversale des faisceaux restiformes n'empêche pas la transmission des impressions sensitives venues du tronc ou des membres. Ces divers arguments prouvent bien que les vrais corps restiformes ne sont pas la continuation directe des faisceaux postérieurs de la moelle épinière.

Les prolongements des faisceaux postérieurs et les pyramides postérieures sont très-sensibles. Les racines descendantes de la cinquième paire crânienne (ou nerfs trijumeaux), qui sont, comme nous l'avons vu, contenues dans le bulbe rachidien, sont également sensibles quand on les pince à la surface du bulbe. La sensibilité de la face postérieure du quatrième ventricule ne peut être douteuse,

mais elle est moins vive que celle des faisceaux restiformes. Nous avons constaté ces faits sur les mêmes animaux que précédemment.

Ai-je besoin de parler des parties grises du bulbe? Non, car vous connaissez cette loi générale, à savoir, que la substance grise n'est pas *directement* excitable par nos moyens d'expérimentation.

Dans la prochaine leçon nous nous occuperons des deux autres questions que je me propose d'examiner, par rapport aux fonctions du bulbe rachidien.



VINGT-DEUXIÈME LEÇON.

26 juillet 1864.

BULBE RACHIDIEN.

Sens suivant lequel se fait la transmission dans le bulbe rachidien. — Excitations sensitives. — Excitations motrices. — Le bulbe rachidien envisagé comme centre. — Nœud vital.

L'ordre de nos études nous amène à examiner aujourd'hui les fonctions que remplit le bulbe rachidien, d'abord comme organe de transmission, et ensuite, comme centre nerveux.

Sens suivant lequel se fait la transmission dans le bulbe rachidien.—Le bulbe rachidien conduit les irritations expérimentales de la moelle épinière vers l'encéphale, et de l'encéphale vers la moelle ; il transmet également les excitations fonctionnelles, soit centripètes, excito-motrices ou sensitives, soit centrifuges ou motrices, volontaires ou autres. La transmission est-elle directe ou croisée, dans ces deux cas? Pour M. Flourens, elle est directe. D'après M. Calmeil, elle est à la fois directe et croisée ; directe, pour les parties postérieures du bulbe; croisée, pour les parties antérieures,

M. Longet et d'autres physiologistes admettent cette dernière opinion. Tâchons de résoudre la question. Il faut voir successivement comment les choses se passent pour la sensibilité et pour le mouvement.

a.) *Transmission des excitations sensitives.* — En traitant de la moelle épinière, nous avons vu qu'une hémisection transversale de cet organe n'entraîne de paralysie complète de la sensibilité ni d'un côté, ni de l'autre. Il y a seulement d'ordinaire augmentation de la sensibilité dans les membres du côté qui correspond à la moitié de la moelle que l'on a coupée, et diminution dans les membres du côté opposé. L'expérience, faite de la même manière sur le bulbe, donne des résultats identiques: la sensibilité ne disparaît ni de l'un ni de l'autre côté du corps; elle offre les mêmes modifications que lorsqu'il s'agit de la moelle, mais ces modifications sont moins marquées, c'est-à-dire qu'il n'y a pas une aussi grande différence entre les deux côtés du corps, sous le rapport de la sensibilité, que sous l'influence d'une hémisection de la moelle épinière. La transmission n'est donc pas entièrement directe. D'autre part, si l'on pratique, chez un Mammifère, une section longitudinale antéro-postérieure sur la ligne médiane du bulbe rachidien, la sensibilité des deux côtés paraît être à peu près la même qu'avant l'opération. Donc la transmission n'est pas non plus entièrement croisée. On pourrait conclure de ces deux expériences que la transmission se fait, en partie, d'une façon directe, et, en partie, d'une façon croisée; mais, en nous reportant à ce que nous ont appris nos études sur la transmission des impressions par la moelle épinière, nous serons amenés à penser que, dans le bulbe, de même que dans la moelle, il n'y a probablement pas de

route tracée d'avance, pour la transmission des excitations centripètes. Cette transmission se fait sans aucun doute par la substance grise du bulbe, et par n'importe quelle partie de la substance grise, pourvu que la continuité de cette substance n'ait pas été complétement interrompue. Quand une partie de la substance grise est détruite, la transmission se fait par la partie restante.

b.) *Transmission des excitations motrices.* — Les observations pathologiques donnent un grand intérêt à l'étude de cette question. On sait, et Galien le savait déjà, que les lésions siégeant dans une des moitiés de l'encéphale chez l'Homme, produisent souvent une hémiplégie, et que ce sont les membres du côté opposé au côté lésé de l'encéphale qui sont alors paralysés. La découverte de l'entrecroisement des pyramides antérieures permit de se rendre compte de cette relation remarquable. On crut tout d'abord que c'était là le seul entrecroisement mettant en rapport les nerfs d'un côté avec l'hémisphère cérébral du côté opposé ; et comme l'hémiplégie qui se produit dans ces cas est souvent complète, on crut pouvoir en conclure que les éléments conducteurs des excitations motrices volontaires subissent un entrecroisement total par l'intermédiaire des pyramides antérieures. Mais est-on autorisé à tirer de ces faits une pareille déduction ? Il est facile de le comprendre, cette conclusion ne pourrait être tenue pour légitime, que s'il était prouvé que l'entrecroisement des pyramides est la seule décussation des fibres qui unissent la moelle épinière aux parties antérieures de l'encéphale, en passant par le bulbe rachidien et la protubérance. Or, il n'en est rien, il existe, dans la moelle, dans le bulbe lui-même et surtout dans la protubérance, d'autres entrecroisements, ce qui enlève aux

faits que l'on invoque la signification qu'on leur a attribuée. L'hémiplégie complète, produite par une lésion de l'encéphale, prouve uniquement que, chez l'Homme, l'influence de la volonté paraît s'exercer par des éléments entrecroisés; mais elle ne donne aucune indication sur le siége de l'entrecroisement de ces éléments. La question reste donc entière relativement au bulbe rachidien, et nous devons puiser à d'autres sources d'information.

L'anatomie, en nous montrant combien sont restreintes les parties qui s'entrecroisent dans les pyramides antérieures, relativement à la masse des éléments conducteurs des excitations motrices dans la moelle épinière, fournit des présomptions contraires à l'opinion d'après laquelle les excitations volontaires, émanées du cerveau, passeraient exclusivement par ces pyramides. Mais ces présomptions n'ont qu'une faible valeur, car il pourrait se faire, à la rigueur, que la communication entre le cerveau et la moelle épinière eût lieu au moyen d'un nombre d'éléments relativement peu considérable. L'expérimentation, au contraire, semble devoir nous donner des indications précises et certaines.

En 1851 et depuis, nous avons fait, M. Philipeaux et moi, des expériences nombreuses pour arriver à résoudre ce problème. Parmi ces expériences, les unes consistaient à pratiquer, comme d'autres physiologistes l'avaient déjà fait, une section longitudinale du bulbe rachidien, suivant la ligne médiane, de manière à diviser complétement d'avant en arrière l'entrecroisement des pyramides. Nous avons déjà dit un mot de cette opération à propos du sens de transmission de la sensibilité : elle est extrêmement délicate, car presque toujours l'instrument, au lieu de suivre

la ligne médiane, dévie quelque peu et s'enfonce dans les parties latérales sans avoir nettement divisé l'entrecroisement. Sur un grand nombre d'expériences, nous n'avons réussi complétement que deux fois. Dans ces deux cas, les animaux (Chiens), après la section de l'entrecroisement des pyramides antérieures, n'étaient pas entièrement paralysés. Ils se tenaient quelques instants dressés sur leurs membres; l'un d'eux a pu même faire plusieurs pas en chancelant.

Ces expériences sont très-décisives, et montrent bien que l'influence motrice volontaire ne s'exerce pas exclusivement par l'intermédiaire des faisceaux entrecroisés des pyramides antérieures. Toutefois il ne faudrait pas se faire illusion sur la portée de cette expérience, et se laisser aller à penser que l'on pût en tirer une conclusion applicable à la physiologie de l'Homme. On sait, en effet, que les lésions de l'encéphale chez les Mammifères ne produisent jamais d'hémiplégie complète, et que, par conséquent, les relations des diverses parties des centres encéphaliques avec les nerfs qui naissent de la moelle épinière ne sont pas entièrement les mêmes chez ces animaux que chez l'Homme. Il se pourrait donc que l'influence cérébrale ne se transmît que chez l'Homme, d'une façon entièrement croisée, par les pyramides antérieures.

Il n'y a que les faits pathologiques qui puissent, en définitive, juger la question, relativement à la physiologie humaine. Or, j'ai recueilli deux observations qui sont très-précieuses sous ce rapport, et qui prouvent que le rôle des pyramides n'est guère différent chez l'Homme de ce qu'il est chez les animaux.

Chez une femme âgée de quatre-vingt-trois ans, et qui

n'était pas atteinte de paralysie appréciable, l'autopsie nous révéla l'existence d'une lésion de la protubérance annulaire et des pyramides antérieures. Il y avait, à la partie antérieure de la surface inférieure de la protubérance, une cavité hémisphérique à bords irréguliers, à parois grisâtres, ayant un demi-centimètre environ de diamètre, 5 à 6 millimètres de profondeur, et contenant un liquide transparent séreux. Il y avait de plus une très-légère perte de substance à la surface inférieure du pédoncule cérébral gauche, à 5 ou 6 millimètres du bord antérieur de la protubérance. Les deux pyramides antérieures offraient une atrophie très-manifeste, mais bien plus profonde à droite qu'à gauche. Du côté gauche, la lésion était très-superficielle; l'atrophie ne portait que sur la partie externe de la pyramide où l'on voyait une petite bande très-mince, grisâtre, formée par les fibres altérées. Mais l'atrophie de la pyramide antérieure du côté droit paraissait complète; la pyramide, dont la saillie était très-diminuée, était d'un gris jaunâtre dans toute son épaisseur. L'examen microscopique n'a pas été fait, de façon que l'on n'a pas pu constater s'il restait encore un certain nombre de fibres saines.

Quand bien même il y aurait eu, dans ce cas, pendant la vie, un affaiblissement de tous les membres ou des deux membres de ce côté, affaiblissement sur lequel la malade n'aurait pas appelé l'attention, et qui nous aurait échappé, ce symptôme était bien certainement très-peu marqué, car la femme dont il s'agit marchait, quelques jours avant sa mort, sans traîner l'un ou l'autre de ses membres inférieurs, et elle se servait de ses deux mains.

Dans un autre cas, chez une femme âgée d'une cinquantaine d'années, et atteinte d'une maladie de la moelle

épinière ne remontant pas au-dessus de la région dorsale, je trouvai une atrophie des deux pyramides antérieures, beaucoup plus avancée du côté droit que du côté gauche. Les fibres nerveuses de la pyramide antérieure droite avaient disparu presque toutes, et le tissu normal était remplacé par du tissu scléreux. Il n'y avait que les fibres des parties profondes qui fussent en partie conservées. Or, chez cette femme, les membres inférieurs seuls étaient frappés de paralysie: les deux membres supérieurs avaient encore, même dans les derniers temps de la vie, toute la liberté de leurs mouvements (1).

Ces observations démontrent donc, de la façon la plus nette, que, chez l'Homme, les incitations volontaires ne sont pas transmises nécessairement et exclusivement à chaque moitié du corps, par la pyramide antérieure du côté opposé. La conservation du mouvement volontaire dans les deux côtés du corps, coïncidant avec une pareille altération d'une pyramide antérieure, m'autorise même à nier caté-

(1) Cette observation offrait plusieurs autres détails intéressants au point de vue physiologique. D'abord, l'atrophie de la pyramide droite, dont j'ai parlé, ne portait que sur une partie de la longueur de ce faisceau du bulbe. Au-dessus et au-dessous de la partie sclérosée, le tissu de la pyramide reprenait sa structure et son apparence normales. Les fibres de la pyramide, interrompues ainsi complétement, n'avaient donc subi d'atrophie secondaire ni au-dessus ni au-dessous de la solution de continuité. C'est un fait qu'il faut rapprocher de ceux dont j'ai dit quelques mots dans une autre note; et il montre de même que c'est à tort que l'on ferait dépendre exclusivement les atrophies secondaires des fibres des centres nerveux, — dans les cas de lésions locales altérant ces éléments dans une partie de leur longueur, — de ce que les fibres sont séparées des amas de substance grise, considérés comme leurs foyers nutritifs.

Il y avait aussi, chez cette femme, plusieurs points plus ou moins éten-

goriquement que les pyramides antérieures aient le rôle qu'on leur attribue d'une façon unanime. Non, les pyramides ne sont pas les voies uniques par lesquelles la volonté transmet ses provocations à la moelle épinière et aux nerfs qui en naissent. Elles n'ont évidemment, relativement à cette transmission, — en supposant même qu'elles y servent, — qu'une importance très-secondaire, puisque, je le répète, le mouvement volontaire peut persister, intact en apparence, dans des cas où l'une de ces pyramides est atrophiée dans la plus grande partie de son épaisseur.

D'autres expériences que nous avons faites, M. Philipeaux et moi, en 1852 et 1853, ont prouvé d'une manière péremptoire que le bulbe, considéré en masse, n'a pas sur les mouvements une influence entièrement croisée. Nous faisions la section transversale d'une moitié du bulbe rachidien sur des Chiens ou des Cochons d'Inde. Le résultat était très-net sur ces derniers animaux surtout : il n'y avait de paralysie complète des membres, ni d'un côté, ni de

dus de la partie superficielle de la protubérance annulaire, qui étaient complétement atrophiées, et les fibres transversales, ainsi interrompues, n'offraient pas trace d'atrophie secondaire, ni d'un côté, ni de l'autre de chaque perte de substance : c'est donc encore un fait dont la signification est la même que celle du précédent.

D'autre part, avec une semblable altération d'une des pyramides antérieures, la sensibilité persistait dans les quatre membres ; ce qui prouve que les pyramides ne sont pas, chez l'Homme, des voies d'une grande importance pour les impressions sensitives.

Enfin, les olives du bulbe, surtout la gauche, offraient une sclérose bien manifeste, quoique peu profonde, de leur tiers moyen, et cependant — ce qui n'est pas sans importance, au point de vue d'une des hypothèses relatives aux fonctions de ces parties, — la parole est restée parfaitement nette jusqu'à la fin de la vie.

l'autre, bien que l'animal ne fût plus en état de se tenir dressé sur ses pattes. Si l'on soulevait un des Cochons d'Inde opérés, en le tenant par la peau du dos, et de façon que ses membres pussent toucher le sol, il marchait et tournait de gauche à droite, lorsqu'on avait coupé la moitié droite du bulbe.

On est conduit ainsi à penser que, dans la transmission des excitations motrices centrifuges par le bulbe, il se passe peut-être quelque chose d'analogue à ce que nous avons constaté pour la transmission des excitations sensitives centripètes. Les excitations motrices ne suivraient pas un chemin invariablement tracé d'avance, pas plus que les excitations sensitives (1).

Bulbe rachidien considéré comme centre nerveux. — Nous avons déjà vu que le bulbe rachidien donne origine à plusieurs nerfs. Nous avons pris le nerf facial comme exemple, et nous avons vu qu'il naît bien en réalité dans le bulbe. Son mode d'origine est, à peu de chose près, celui de tous les autres nerfs bulbaires. Ils naissent tous d'un noyau de substance grise situé dans le bulbe, du côté même où se fait leur origine apparente. On comprend donc facilement que la moelle allongée joue le rôle le plus important dans

(1) Il y a des expériences qui démontrent pourtant que les fibres de la partie latérale externe de chaque moitié du bulbe sont en relation presque exclusivement avec la moitié correspondante de la moelle. Après avoir coupé transversalement, chez un Surmulot, tout le bulbe, à l'exception d'une petite bande des fibres de la partie latérale externe de l'une des moitiés, j'ai vu, pendant les quelques instants que dura la vie, l'excitation d'une des oreilles déterminer, en même temps qu'un cri, un mouvement de la patte antérieure du côté correspondant à la bande nerveuse laissée intacte : les autres membres restaient immobiles.

certaines fonctions où l'action de ces nerfs se trouve engagée.

Ainsi, le bulbe rachidien préside au mécanisme de la déglutition; car il contient et gouverne les agents nerveux de ce mécanisme. Quand sur un jeune animal, Chat ou Cochon d'Inde par exemple, on enlève toutes les parties de l'axe cérébro-spinal situées en avant du bulbe rachidien (cerveau, cervelet et protubérance annulaire), la déglutition peut encore s'exécuter par action réflexe; mais si l'on vient à léser profondément le bulbe, la déglutition devient impossible. Il existe évidemment dans la moelle allongée un point où les agents nerveux de la déglutition se lient, s'enchaînent les uns aux autres; et lorsqu'une lésion vient à rompre cet enchaînement, la cause excitomotrice la plus puissante, l'introduction d'aliments dans l'arrière-bouche, demeure sans effet, bien que les différents nerfs qui concourent à la déglutition puissent avoir conservé leur action individuelle. Il est aisé de concevoir pourquoi le bulbe est l'endroit où s'enchaînent les agents nerveux du mécanisme de la déglutition : c'est qu'il donne naissance à ces agents, c'est-à-dire aux nerfs glosso-pharyngiens, hypoglosses, faciaux et trijumeaux.

Mais comment se fait la concaténation des parties de ces nerfs qui entrent en action dans ce cas? Disons-le franchement : on n'en sait rien. Je ne m'avance pas trop en parlant de la sorte. Des anatomistes pour lesquels le microscope n'a que des complaisances, prétendent bien avoir vu des fibres nerveuses unir entre eux les foyers d'origine de ces nerfs : mais j'ose dire qu'ils ont regardé d'un œil prévenu d'avance; ils ont fait, permettez-moi l'expression, de l'anatomie sur commande. Les difficultés que j'ai signalées déjà

à propos de l'étude des relations des cellules de la moelle, se présentent ici tout aussi grandes, sinon davantage, et cette seule considération doit suffire à vous inspirer des doutes sur ces résultats.

Le bulbe est aussi l'organe central des mouvements d'expression. Les mouvements d'expression sont, de leur nature, involontaires. La volonté peut avoir sur eux une certaine influence, cela est certain; mais pour les bien connaître, pour s'en faire une idée nette, il faut les examiner tels qu'ils sont dans leur état naturel, c'est-à-dire lorsque la volonté n'agit pas sur eux pour les modifier. Les mouvements de la face, qui donnent au visage de l'Homme tant d'expressions variées, se manifestent sous l'influence des émotions, des sentiments, ou des passions. Les *affections* diverses de la substance grise des centres nerveux, qui se produisent dans ces cas, provoquent, par une sorte de réaction connexe et harmonique, des mouvements faciaux, associés ou non à des mouvements des autres parties du corps, et combinés de différentes façons suivant la cause excitatrice, mais offrant, chez tous les individus, une assez grande uniformité pour chaque variété de causes. Or, ces mouvements se coordonnent, se lient dans le bulbe rachidien. Très-souvent, presque toujours même, des mouvements expressifs de la face et des gestes accompagnent, chez l'Homme, la parole; et celle-ci, vous le savez, fait partie des actes d'expression; elle est même la manifestation expressive la plus achevée. Eh bien! les mouvements divers qui forment la mimique, se groupent et s'enchaînent dans le bulbe rachidien.

C'est encore dans la moelle allongée que se relient les uns aux autres les mouvements qui servent à la parole.

C'est de cette région que le nerf hypoglosse tire son origine, de même que tous les autres nerfs qui jouent un rôle dans les phénomènes de l'articulation des sons vocaux. Par conséquent, les ressorts nerveux du mécanisme de la parole sont situés dans cet organe. Mais qu'est-ce qui met en jeu le mécanisme, et comment est-il agencé? Ce qui met en jeu le mécanisme, c'est l'excitation motrice volontaire qui vient de l'encéphale, et nous n'avons pas à parler ici des causes qui provoquent cette excitation centrifuge motrice. Quant au mécanisme lui-même, il est certainement préétabli, du moins quant à l'agencement des ressorts principaux. C'est une sorte d'instrument complexe, organisé dans le bulbe, et dont la volonté peut tirer des sons variés. Je ne vais pas essayer de vous détailler à loisir tous les artifices de cette merveilleuse combinaison instrumentale, à laquelle nous devons de pouvoir parler. Ce serait une entreprise sans issue, car nous ne sommes pas plus avancés pour la parole que pour la déglutition.

Je sais bien, cependant, que différents auteurs se sont appliqués à rechercher le mode de construction du mécanisme, à l'aide duquel se font dans le bulbe l'enchaînement et l'accord fonctionnel des différents agents nerveux qui ont un rôle à remplir dans les phénomènes de la parole. Des anatomistes du premier mérite, et au premier rang Schröder van der Kolk, ont indiqué non-seulement les pièces de l'instrument, mais encore les moyens d'union de ces pièces, et cela très-nettement, de sorte que rien ne serait plus facile que de comprendre le jeu de cet instrument.

D'après Schröder van der Kolk, les noyaux d'origine des nerfs hypoglosses sont reliés l'un à l'autre, au travers du

plan médian antéro-postérieur du bulbe rachidien, par des fibres commissurales. De plus, des fibres parties des noyaux d'origine des nerfs faciaux et des nerfs trijumeaux viennent mettre ces nerfs en rapport avec chaque noyau d'origine des nerfs hypoglosses. Voici déjà les nerfs qui président aux mouvements producteurs de la parole, unis à leur origine. Les noyaux d'origine de ces trois nerfs envoient des fibres dans l'olive du côté correspondant. On attribue alors aux olives une fonction particulière ; elles sont chargées de coordonner l'action de ces nerfs ; elles deviennent par rapport au mécanisme dont il s'agit, une sorte de cervelet, et l'on ne manque pas d'invoquer à l'appui de cette conception, l'analogie tout à fait contestable à mon avis, qui existerait jusqu'à un certain point entre l'écorce de chaque olive et la substance grise du cervelet ou celle du corps rhomboïdal. Les deux olives doivent agir de concert ; aussi sont-elles reliées l'une à l'autre par des fibres commissurales : l'existence de ces fibres, je vous l'ai dit, ne saurait d'ailleurs être mise en doute. Mais l'instrument ne serait pas complet, s'il n'était en communication avec les parties antérieures de l'encéphale, d'où émanent les incitations primitives. Aussi est-on arrivé à voir des fibres allant des olives et des noyaux d'origine des nerfs dont nous parlons jusqu'aux couches optiques et aux corps striés. Voilà certes un appareil bien organisé ! Quelques amas de substance grise donnant origine aux nerfs dont la mise en jeu est nécessaire, reliés entre eux par des fibres nerveuses, unis par d'autres fibres aux olives qui leur servent de cervelet ou centre coordinateur, enfin mis en rapport par l'intermédiaire des couches optiques et des corps striés avec le cerveau qui leur envoie les ordres de la volonté : quoi de plus simple,

diront ceux qui n'ont aucune idée des difficultés de l'histologie! Tous ceux au contraire qui ont cherché à suivre, sous le microscope, le trajet des fibres nerveuses, savent jusqu'à quel point cette recherche est difficile. J'ai examiné bien souvent le trajet du nerf facial dans le bulbe, jusqu'à son noyau d'origine; et dans un petit nombre de cas seulement, j'ai pu voir les relations d'une ou deux des fibres de ce nerf avec les cellules de ce noyau. Et cependant, il ne s'agit là que du point le plus facile de tous les résultats que l'on dit avoir obtenus! Non, il faut bien le répéter, ce sont là des réalisations par trop heureuses de présomptions théoriques, pour qu'on puisse les accepter à titre de faits établis. Que d'arrangements anatomiques préconçus ne pourrait-on pas découvrir de la sorte? Si l'un de nous était dominé par l'idée que telle fonction dépendante du bulbe, la respiration par exemple, doit s'exercer par le moyen d'un mécanisme analogue à celui dont nous venons de parler, il ne manquerait pas d'arriver à se prouver à lui-même d'abord, puis à vouloir prouver aux autres, la réalité de cette combinaison. Il décrirait des commissures, d'abord entre les noyaux d'origine des divers nerfs intercostaux, puis entre ces noyaux d'un côté et de ceux de l'autre; il verrait des fibres aller de ces noyaux aux centres d'origine des autres nerfs respiratoires et des pneumogastriques; et enfin, il suivrait d'autres fibres partant de tous les centres d'origine des nerfs respiratoires et allant se rendre dans la substance grise du bulbe rachidien. Qui croirait jamais à un pareil prodige micrographique?

Défiez-vous de ces anatomies faites sous la pression du désir de démontrer la justesse des présomptions de la physio-

logie. Les observateurs les plus consciencieux se laissent entraîner à voir ce qui leur paraît devoir exister, au lieu de s'en tenir à ce qui existe en réalité. Plus l'anatomie devient pénétrante, plus elle scrute des parties d'une texture compliquée, et plus elle doit être prudente, plus elle doit s'en tenir exclusivement aux faits qu'elle voit avec clarté. En un mot, ce qu'on est en droit d'exiger de l'anatomiste, c'est une rigoureuse exactitude, et non une imagination plus ou moins ingénieuse. Malheureusement ces vérités sont encore loin de faire loi.

L'attribut le plus important du bulbe considéré comme centre, est l'influence qu'il exerce sur la circulation, la respiration et sur la vie totale de l'individu. Voyons d'abord le bulbe rachidien dans ses rapports avec la respiration et avec la vie de l'animal.

Galien avait déjà constaté que la section de la moelle en un point déterminé, « *post primam aut secundam vertebram, aut in ipso spinalis medullæ principio* », après la première ou la seconde vertèbre, ou à l'origine même de la moelle spinale, abolit aussitôt la vie.

Lorry, rapportant ses expériences sur la moelle, nous dit que, lorsqu'il plongeait un stylet ou la pointe d'un scalpel sous l'occiput, il excitait des convulsions, et que lorsque l'instrument pénétrait entre la deuxième et la troisième vertèbre, le pouls et la respiration cessaient absolument, et l'animal mourait presque sur-le-champ.

Galien et Lorry n'indiquaient pas un point bien délimité de l'axe cérébro-spinal. Legallois a désigné, avec plus de précision, cet endroit de la moelle allongée, dont la section tue les animaux à l'instant. La respiration, dit-il, dépend

« d'un endroit assez circonscrit de la moelle allongée, lequel est situé à une petite distance du trou occipital et vers l'origine des nerfs de la huitième paire ou pneumo-gastriques ; car, si l'on ouvre le crâne d'un jeune lapin, et que l'on fasse l'extraction du cerveau par portions successives, d'avant en arrière, en le coupant par tranches, on peut enlever de cette manière tout le cerveau proprement dit, et ensuite tout le cervelet et une partie de la moelle allongée ; mais la respiration cesse subitement lorsqu'on arrive à comprendre dans une tranche l'origine des nerfs de la huitième paire ; » donc, dit Percy, chargé de faire un rapport sur les expériences de Legallois, « le premier mobile, le principe de tous les mouvements respiratoires, a son siége vers cet endroit de la moelle allongée, qui donne naissance aux nerfs de la huitième paire. »

M. Flourens, dans son premier travail sur ce sujet, donne déjà des indications moins vagues que celles de Legallois sur le siége du *premier moteur* du mécanisme respiratoire. L'éminent physiologiste conclut en disant que la limite supérieure du *point central* et *premier moteur* du système nerveux se trouve immédiatement au-dessus de l'origine de la huitième paire, et que sa limite inférieure se trouve trois lignes environ au-dessous de cette origine.

M. Longet, à qui nous avons emprunté ces quelques mots d'historique, est conduit par un grand nombre d'expériences à admettre « que l'organe premier moteur du mécanisme respiratoire n'a pas son siége dans toute l'épaisseur de la rondelle ou du segment du bulbe commençant avec l'origine même de la huitième paire et finissant un peu au-dessous d'elle. » Pour lui, cet organe se trouve uniquement, à ce niveau, dans les faisceaux intermédiaires du bulbe.

En 1847, M. Flourens, reprenant ses expériences à ce sujet, est arrivé à déterminer d'une façon définitive le point où siége le premier moteur du mécanisme respiratoire (1). Il a constaté que cette partie qui commande à la respiration, est située dans les profondeurs du bulbe rachidien, au niveau du V de substance grise, inscrit dans l'angle postérieur du quatrième ventricule. Ce V de substance grise doit être considéré comme un point de repère très-exact, à l'aide duquel on peut maintenant exécuter à coup sûr l'expérience. Que l'on plonge en ce point une lame de scalpel perpendiculairement à l'axe longitudinal du bulbe, le plan de la lame étant dirigé transversalement, ou que l'on y enfonce un emporte-pièce, d'une ouverture de 3 millimètres, en ayant soin que cette ouverture corresponde au V de substance grise, les mouvements respiratoires du tronc et de la face cessent aussitôt, et l'animal meurt sur-le-champ. Lorsque la lésion est faite immédiatement en arrière de la pointe du V, les mouvements respiratoires du tronc sont abolis, mais ceux de la face persistent pendant quelque temps; si la lésion est pratiquée immédiatement en avant, ce sont au contraire les mouvements respiratoires du tronc qui persistent, et ceux de la face qui sont abolis. C'est donc bien de ce point, dit M. Flourens, « que dépend la vie du système nerveux, la vie de l'animal par conséquent, en un seul mot, la vie. » C'est pourquoi M. Flourens désigne ce point sous le nom de *nœud vital*. Nous allons répéter ces trois expériences sous vos yeux ; le résultat annoncé ne manquera pas d'arriver, et vous aurez

(1) Il faut noter que l'endroit indiqué d'abord par M. Flourens, puis par M. Longet, d'après ses propres expériences, bien qu'assez étendu, était situé au-dessus du véritable siége du point ou nœud vital.

par là une juste idée de la précision des expériences de M. Flourens.

Sur un premier Lapin, je pratique la section en arrière du point vital ; les mouvements respiratoires de la face persistent bien, et vous ne voyez plus de mouvements respiratoires du thorax. Sur un second Lapin, je sectionne la moelle allongée en avant du point vital ; les mouvements respiratoires de la face cessent aussitôt, et vous voyez l'animal faire les mouvements respiratoires habituels de la cage thoracique. Enfin, sur un troisième Lapin, je coupe la moelle au niveau même du point vital ; il n'y a plus, dès l'instant, aucun mouvement respiratoire de la face ou du thorax ; l'animal tombe raide mort, comme foudroyé !

Pourquoi la section du bulbe, au niveau du sommet du V de substance grise, arrête-t-elle immédiatement tous les mouvements respiratoires? Quelle merveille que le point vital, ou nœud vital, occupe un espace si restreint des centres nerveux ! C'est là, sans doute, que s'associent, se réunissent les actions diverses qui concourent à la respiration ; ou, comme l'a dit M. Flourens, c'est là que les divers mouvements nécessaires à la respiration viennent s'enchaîner en un mouvement d'ensemble. La section détruit l'enchaînement, et la respiration cesse.

Pour le moment, il faut se contenter d'enregistrer le résultat ; la cause prochaine en est encore impossible à démêler clairement. Les recherches anatomiques, celles-là mêmes qui ont été faites avec le plus de bonne volonté d'expliquer la physiologie, n'ont trouvé, dans l'arrangement des éléments du bulbe, au niveau du point vital, aucune disposition particulière qui puisse rendre compte du résultat de l'expérience.

Chez les animaux supérieurs, la section du nœud vital détruit en même temps la respiration et l'existence. L'animal meurt immédiatement, et c'est pour cela que M. Flourens a choisi la dénomination de point ou nœud vital. Mais la section du *nœud vital,* tout en abolissant sur-le-champ et d'une façon définitive les mouvements respiratoires, n'entraîne pas aussitôt la perte de la vie chez les Reptiles et surtout chez les Batraciens; M. Brown-Séquard a montré que ces animaux peuvent même survivre assez longtemps à l'ablation de la moelle allongée. On n'a pas manqué de plaisanter sur cette apparente contradiction dans les mots et de dire ; « Le point vital semble ne pas être nécessaire à la vie ! »... Examinons sérieusement la question.

M. Brown-Séquard a signalé plusieurs des explications qui pourraient être invoquées pour rendre compte de la mort immédiate produite chez les animaux supérieurs par l'expérience de M. Flourens.

1° On pourrait attribuer la mort à un arrêt brusque et définitif du cœur. Mais c'est là un résultat tout à fait exceptionnel, car je dois dire, que dans aucune des nombreuses expériences que j'ai faites, ou vu faire dans le laboratoire de M. Flourens, je n'ai constaté que le cœur ait cessé de battre immédiatement.

2° L'entrée de l'air dans les veines au moment de l'opération, la production d'un emphysème pulmonaire considérable, une sécrétion bronchique exagérée, pourraient, d'après M. Brown-Séquard, expliquer la mort dans certains cas. Je ne nie pas la possibilité de ces accidents ; j'ai été témoin surtout du premier, c'est-à-dire du seul qui pourrait produire la mort absolument subite ; mais il doit

être considéré, de même que les autres, comme un résultat exceptionnel.

3° La mort est-elle due à la commotion déterminée par l'opération ? Je ne nie pas la réalité de ce résultat de l'opération ; mais je ne crois pas que ce soit là la cause véritable de la mort. Il y a, dans certains cas, une violente commotion, et c'est probablement alors que l'on voit la cessation de toute espèce de mouvements être immédiate. Mais ce qui me paraît une preuve que le choc n'est pas la cause ordinaire de la mort, c'est que ce choc existe aussi, lorsque la lésion est faite quelques millimètres en avant ou en arrière du sommet du bec du *calamus*, et que, cependant, il n'y a jamais alors cessation brusque et définitive de tous les mouvements de la tête et du corps. Disons toutefois que cet argument n'aurait aucune valeur, s'il était démontré que l'ébranlement violent de la partie du bulbe, où siége le nœud vital, peut seul produire la commotion complète. Mais on peut invoquer une autre preuve. Si la cause de la mort était la commotion, la respiration artificielle continuée pendant quelque temps permettrait à l'animal de revenir à la vie ; car on entretient ainsi les mouvements du cœur ; la circulation persiste par conséquent, et l'on devrait voir reparaître la respiration spontanée. Eh bien ! la respiration artificielle peut être faite très-longtemps, mais tout à fait en vain. Les mouvements réflexes restent possibles pendant tout le temps que dure l'insufflation pulmonaire ; mais les mouvements respiratoires sont définitivement abolis. Les observations faites sur les Grenouilles sont tout à fait décisives. Coupez l'isthme de l'encéphale au niveau du point vital (nous verrons plus tard où siége exactement ce point chez les Vertébrés inférieurs);

leurs mouvements respiratoires s'arrêteront immédiatement, et l'appareil hyoïdien restera immobile pendant tout le temps que l'animal survivra à l'opération, grâce à sa respiration cutanée (un mois au moins pendant l'hiver). Or, les mouvements respiratoires s'arrêtent aussi chez ces animaux, sous l'influence de la commotion des centres nerveux; mais, au bout d'un quart d'heure ou d'une demi-heure, ces mouvements reparaissent, et tous les phénomènes de la commotion s'évanouissent.

Pour nous, la cause réelle de la mort, quand on pratique la section du nœud vital chez un animal supérieur, c'est uniquement l'abolition de la respiration: l'opération, comme je l'ai dit, rompt probablement les liens qui enchaînent au centre incitateur des mouvements respiratoires les divers foyers nerveux impliqués dans le mécanisme de cette fonction. Ces mouvements sont donc devenus impossibles; l'hématose n'a plus lieu, et la vie s'éteint.

Non-seulement, d'ailleurs, la section du nœud vital abolit les mouvements respiratoires; mais elle abolit aussi tous les mouvements volontaires du tronc, des membres et de la tête, même chez les Batraciens. Ainsi, voici une Grenouille dont la moelle allongée est coupée en travers, au lieu indiqué par M. Flourens comme le siége du point vital : vous pouvez voir que non-seulement l'appareil hyoïdien est immobile, mais qu'il n'y a plus aucun mouvement spontané, soit des membres, soit des yeux. Pendant l'hiver, ainsi que je vous l'ai dit, vous pourriez garder cet animal pendant plus d'un mois dans le même état, la circulation ayant lieu très-régulièrement, à cause de la survie des mouvements du cœur et de la persistance de la respiration cutanée. Or, pendant tout ce temps, jamais vous n'obser-

veriez le moindre mouvement spontané. L'animal conserverait cependant son attitude normale, du moins pendant un certain temps, et la reprendrait lorsqu'on la lui ferait perdre ; et vous pourriez provoquer, comme je le fais ici, des mouvements réflexes, en pinçant les extrémités digitales de l'un ou l'autre des membres.

On peut constater des résultats analogues chez les Mammifères, relativement à la persistance des actions réflexes, lorsqu'on entretient la circulation en pratiquant la respiration artificielle. Pendant tout le temps que l'on continue à insuffler les poumons, après la section du nœud vital, il n'y a plus un seul mouvement spontané des diverses parties du corps, tandis qu'il est facile de provoquer des mouvements réflexes dans ces parties.

On peut voir persister, au contraire, des mouvements spontanés des paupières. J'ai vu, chez un Lapin, le clignement s'exécuter encore, d'une façon presque normale, à cela près toutefois, que ce mouvement n'avait plus lieu simultanément des deux côtés, Mais peut-être, dans d'autres cas, observerait-on des clignements bilatéraux. Il n'y avait plus d'ailleurs le moindre mouvement respiratoire des narines ; les muscles faciaux n'offraient plus (l'orbiculaire des paupières excepté), que des contractions très-irrégulières, déterminant une sorte de frémissement oscillatoire et incessant des lèvres.

Le bulbe rachidien, organe central de la respiration, est naturellement aussi l'organe central de tous les phénomènes qui se rattachent au mécanisme respiratoire. Voilà comment il gouverne le *cri*, l'*éternument*, la *toux*, le *bâillement*, les *efforts*, etc., mouvements très-complexes,

coordonnés, et exigeant le concours d'un grand nombre d'agents nerveux et musculaires, que vous ne vous étonnerez pas de voir conspirer vers un but déterminé ; car nous avons vu des faits analogues, peut-être plus surprenants encore, dans la physiologie de la moelle épinière elle-même.

On peut, du reste, montrer par des expériences l'influence du bulbe rachidien sur un de ces phénomènes, sur le *cri*. Sur un jeune animal, si on enlève non-seulement le cerveau proprement dit, mais encore la protubérance, on pourra encore provoquer des cris, lorsqu'on excitera fortement une partie sensible du corps. On peut aussi se borner à faire une section transversale complète des centres nerveux, en avant du bulbe rachidien: on isole, par là, le bulbe et la moelle du centre encéphalique, comme quand on enlève le cerveau et la protubérance annulaire : c'est ce que je fais sur ce Rat. Je pince maintenant une patte, et vous entendez un petit cri bref ; je recommence, nouveau cri semblable. Je blesse maintenant profondément le bulbe rachidien ; je pince de nouveau un membre postérieur, il y a des mouvements réflexes, mais il n'y a plus de cri. La démonstration est péremptoire. Remarquez bien les caractères de ces cris que vous venez d'entendre. Ce sont des cris réflexes, bien différents des cris qui sont des manifestations de douleur et que nous étudierons plus tard.

Le bulbe rachidien, outre l'action très-importante qu'il a sur la sensibilité générale, a une influence toute spéciale sur la sensibilité de la face, ce qui s'explique facilement lorsqu'on sait qu'il donne naissance à une partie très-importante du nerf trijumeau, c'est-à-dire à la racine descendante de ce nerf, ou racine de Rolando. Lorsqu'on coupe

transversalement une moitié du bulbe rachidien, on produit une paralysie de la sensibilité de la moitié correspondante de la face. Cette expérience due à Magendie et que nous avons répétée nombre de fois, montre bien l'importance de cette racine, car elle est seule divisée par l'hémisection transversale du bulbe ; les autres faisceaux radiculaires du nerf ne sont pas atteints (1).

Les lésions unilatérales du bulbe rachidien peuvent encore produire d'autres résultats du côté de la face. Ainsi, il peut y avoir, dans la moitié de la face correspondant au côté lésé, un affaiblissement du mouvement des muscles faciaux, dans le cas où la lésion est faite en arrière du point où siége le noyau d'origine du nerf facial. Souvent la pupille du même côté se rétrécit, et, chez les animaux qui survivent (Batraciens), on observe parfois des troubles consécutifs de la nutrition de la cornée transparente, phénomènes

(1) Lorsqu'on se contente de couper, sur un Chien, le faisceau du bulbe qui est constitué par la racine descendante du nerf trijumeau, on ne produit qu'un affaiblissement peu marqué de la sensibilité du côté correspondant de la face. C'est que ce faisceau, à l'endroit où on le coupe, au niveau ou en arrière du sommet de l'angle postérieur du quatrième ventricule, est bien loin de contenir encore toutes les fibres radiculaires du nerf. Le plus grand nombre de ces fibres se sont déjà séparées de ce faisceau pour s'enfoncer dans les profondeurs du bulbe, de façon qu'elles ne sont atteintes que par l'hémisection complète du bulbe. Je dois ajouter que cette hémisection même ne doit pas atteindre toutes les fibres radiculaires descendantes du trijumeau ; car il est probable qu'il en est qui ne se prolongent pas jusqu'à ce niveau, et qui se sont terminées dans la substance grise du bulbe, au-dessus de ce point. Le faisceau descendant du nerf trijumeau, contient lui-même, sous une mince écorce blanche, de la substance grise, dans laquelle des fibres de ce nerf peuvent se terminer. En examinant de minces tranches du bulbe à l'aide du microscope, on voit

qui rappellent ceux qui ont été signalés par M. Brown-Séquard comme les suites possibles des lésions de la partie supérieure de la moelle épinière.

Le bulbe rachidien agit aussi sur le cœur, comme l'ont montré M. Budge et MM. Ed. et E. H. Weber ; car, lorsqu'on galvanise le bulbe sur un Mammifère ou sur une Grenouille, on peut arrêter les mouvements du cœur. C'est un fait physiologique important, sur lequel nous aurons à revenir plus tard. Disons toutefois dès à présent que c'est par l'intermédiaire des nerfs pneumogastriques, auxquels il donne naissance, que le bulbe rachidien exerce cette action sur lecœur.

Enfin, M. Cl. Bernard a découvert que les lésions expérimentales de la partie postérieure du bulbe rachidien détermine un diabète temporaire. Ces mêmes lésions ou des

d'ailleurs des fibres qui traversent cette substance grise, pour aller vers les parties sous-jacentes. Ce sont sans doute des fibres du faisceau radiculaire descendant, qui se séparent de ce faisceau et s'infléchissent des parties superficielles du bulbe vers les régions profondes. Suivant toute vraisemblance, la paralysie complète de la sensibilité d'une moitié de la face que l'on observe après une hémisection du côté correspondant du bulbe rachidien, est un résultat qui ne doit pas tarder à se modifier ; et l'anesthésie, quelque temps après l'expérience, devient sans doute incomplète. La persistance des mouvements réflexes des paupières, après la section transversale complète du bulbe rachidien au niveau du point vital, lorsqu'on pratique la respiration artificielle, montre bien que la division des racines descendantes des nerfs trijumeaux en ce point, est loin de séparer toutes les fibres radiculaires de ces nerfs de leurs noyaux de substance grise. Du reste, on sait que les nerfs trijumeaux possèdent au moins une autre racine, qui ne peut pas être atteinte par l'hémisection du bulbe.

lésions de la protubérance annulaire peuvent produire l'albuminurie, la polyurie, et ont aussi une influence sur les sécrétions salivaires. Le diabète et l'albuminurie peuvent être engendrés, il est vrai, par la lésion de régions des centres nerveux assez éloignées du bulbe, mais ces troubles fonctionnels ne sont pas aussi intenses, en général, que lorsqu'on agit sur le bulbe.

Je veux, en terminant ce que j'avais l'intention de vous indiquer sur les fonctions du bulbe rachidien, vous dire un mot de la résistance remarquable qu'oppose cette partie des centres nerveux à diverses influences qui agissent d'une façon bien pluspuissante sur les autres régions de ces centres. Ainsi, chez les animaux soumis à l'inhalation de l'éther ou du chloroforme, on voit l'intelligence, la volonté, la sensibilité, disparaître progressivement ; et, au moment où l'animal est devenu pour ainsi dire une masse inerte, les mouvements respiratoires spontanés survivent encore, et ne disparaissent que si l'on pousse encore plus loin l'expérience.

Le bulbe rachidien résiste aussi, plus que les autres parties des centres nerveux, à l'abolition de la circulation. Ainsi, quand on lie les artères qui se rendent à l'encéphale, le cerveau perd immédiatement ses fonctions ; le bulbe rachidien résiste encore pendant un instant, car on voit encore, après l'opération, quelques mouvements respiratoires. Il en est de même si l'on injecte dans les carotides, vers l'encéphale, de l'eau tenant en suspension des poudres inertes. Mais je n'insiste pas sur ces particularités dont je vous ai déjà parlé dans une des précédentes leçons.



VINGT-TROISIÈME LEÇON.

28 juillet 1864.

PROTUBÉRANCE ANNULAIRE.

Quelques mots sur le bulbe rachidien des Oiseaux. — Protubérance annulaire. — Effets des excitations. — Sens suivant lequel se fait la transmission. — Paralysies alternes. — Protubérance envisagée comme centre nerveux, relativement à la locomotion et à la station.

Le bulbe rachidien offre, chez la plupart des Vertébrés, les mêmes caractères, à peu près, que chez les Mammifères. Cependant, sous le rapport anatomique, il y a certainement des dissemblances plus ou moins prononcées.

Ainsi, chez les Oiseaux, la moelle allongée se distingue bien de la moelle épinière par son volume, mais elle n'est pas nettement séparée du reste de l'isthme de l'encéphale, et, de plus, elle ne présente pas à sa surface ces particularités si tranchées que nous avons constatées chez les Mammifères. Les olives existent chez les Mammifères, à un degré plus ou moins grand de développement ; tantôt superficielles, elles sont, dans d'autres ordres, plus ou moins enfouies dans le bulbe et ne sont plus décelées que par les

coupes transversales faites à leur niveau (1). Chez les Oiseaux, elles n'existent pas, ou du moins ne sont plus reconnaissables, et il en est de même des Vértébrés inférieurs. Les pyramides inférieures elles-mêmes, qui correspondent aux pyramides antérieures de l'Homme, ne sont pas nettement dessinées, et il n'y a pas, entre les faisceaux inférieurs du bulbe, d'entrecroisement comparable à celui des pyramides chez l'Homme. Nous verrons plus tard, en parlant de l'encéphale des autres Vertébrés, que ce que je dis là des Oiseaux s'applique également au reste de l'embranchement

J'ai fait sur des Oiseaux (Pigeons), une hémisection complète du bulbe rachidien. L'expérience est difficile à pratiquer, à cause de l'écoulement considérable de sang qui a lieu lorsqu'on coupe les muscles de la région cervicale. Dans les cas où l'opération avait réussi, la mort est survenue très-peu de temps après que l'hémisection avait été faite, et des convulsions se sont produites pendant les quelques instants qu'a duré la survie. On n'a pas pu constater avec précision si un des côtés était plus faible que l'autre, l'animal ne s'étant jamais relevé de lui-même. Il agitait ses deux ailes et ses deux pattes de la même façon, et l'on a pu bien voir que les mouvements respiratoires étaient semblables des deux côtés. Quant à la sensibilité, on ne pouvait pas démêler ses indices au milieu des vio-

(1) Chez le Chien, les olives sont accolées au côté externe des pyramides. Elles sont assez allongées, mais très-grêles, et leur lame plissée passe en grande partie derrière les pyramides, de telle sorte que, sur les coupes transversales du bulbe, on voit les deux lames plissées très-rapprochées de la ligne médiane, et, par conséquent, l'une de l'autre, en arrière de ces faisceaux bulbaires.

lentes actions réflexes que provoquaient les excitations des diverses parties du corps et des membres.

On a essayé aussi un grand nombre de fois l'expérience de la section du nœud vital; et, comme M. Flourens l'avait déjà indiqué, cette expérience réussit chez les Oiseaux comme chez les Mammifères, et le lieu où siége le nœud vital paraît être le même chez les uns et chez les autres. Seulement, nous n'avons jamais vu l'opération, de quelque façon qu'elle fût faite, déterminer un arrêt subit et définitif de toute manifestation de motilité, comme cela s'observe parfois chez les Mammifères. Toujours, il y a eu une période convulsive après l'opération, et l'on était obligé de maintenir les animaux pour s'assurer qu'ils ne faisaient plus aucun mouvement respiratoire. Du reste, on peut, chez les Oiseaux comme chez les Mammifères, voir se produire pendant quelques moments des mouvements respiratoires thoraciques, ou des mouvements respiratoires du bec, en pratiquant la section de la moelle allongée, soit en avant, soit en arrière du nœud vital. Dans ce dernier cas, on observe un petit nombre de bâillements rhythmés, bâillements qu'on voit aussi se produire, ainsi qu'on le sait, après la décapitation.

Les expériences qui ont montré que, chez les Oiseaux, la galvanisation des nerfs pneumogastriques arrête le cœur comme chez les Mammifères, indiquent bien que l'excitation galvanique de la moelle allongée produirait aussi le même résultat.

Il est donc assez difficile de reconnaître s'il y a des différences entre le bulbe rachidien des Oiseaux et celui des Mammifères, sous le rapport des fonctions; et ces différences, si elles existent, ne peuvent être que peu importantes.

Il n'en est pas tout à fait de même pour les animaux des autres classes de Vertébrés ; car, chez eux, ainsi que l'a constaté M. Flourens, et ainsi que nous le verrons plus tard, un des résultats les plus saillants des lésions expérimentales du bulbe rachidien, c'est-à-dire l'arrêt subit des mouvements respiratoires, ne se manifeste plus : il faut, pour l'obtenir, faire une section en avant du bulbe rachidien proprement dit.

Je passe maintenant à ce qui doit faire le sujet de la leçon d'aujourd'hui, c'est-à-dire à la physiologie de la protubérance annulaire.

Cette partie très-importante des centres nerveux encéphaliques offre, surtout chez les Mammifères, un aspect caractéristique. Elle est formée de substance grise et de fibres nerveuses qui offrent deux directions principales ; les unes sont transversales et vont d'un des hémisphères cérébelleux à l'autre, par un trajet qui est, dans certains points, légèrement curviligne ; les autres sont longitudinales, et sont constituées en partie par les prolongements des fibres nerveuses du bulbe rachidien. Ce qui donne à la protubérance annulaire des Mammifères l'aspect caractéristique dont je parlais tout à l'heure, c'est qu'une partie des fibres transversales forment une couche à la surface inférieure de cette protubérance et sont là à nu par conséquent. C'est cette couche qui a pu être comparée à un pont sous lequel passeraient — lorsque l'encéphale est renversé, la base en haut, — les prolongements des faisceaux du bulbe : aussi n'est-ce que chez les Mammifères que la protubérance peut être désignée sous le nom de *pont de Varole ;* car, chez les autres Vertébrés, cette couche

manque complétement ou est tout à fait rudimentaire (1).

De même que pour le bulbe rachidien, je laisserai de côté tous les détails d'anatomie descriptive qui ne nous fournissent actuellement aucune donnée applicable à la physiologie. Je me contenterai donc de dire encore quelques mots de la disposition des éléments constituants de la protubérance.

La couche de fibres transversales qui s'étend à la surface inférieure de la protubérance est loin de comprendre toutes les fibres offrant cette direction. Chez un certain nombre de Mammifères, chez les Carnassiers et les Ruminants par exemple, en arrière de la protubérance annulaire, se voient deux bandes aplaties de fibres transversales qui passent au-dessus des pyramides inférieures (antérieures), pour s'unir sur la ligne médiane. Leur continuité en ce point ne peut donc être mise à découvert que par l'ablation des pyramides. Ces bandes constituent ce qu'on appelle le *ponticule :* elles font peut-être partie du bulbe rachidien plutôt que de la protubérance, au point de vue anatomique, et d'ailleurs on ne sait rien de spécial sur leur physiologie. Outre ces fibres, il y a dans toute l'épaisseur de la protubérance un grand nombre d'autres fibres transversales disposées en faisceaux de dimensions variées, faisceaux qui sont séparés les uns des autres par des amas de substance grise et par des faisceaux de fibres longitudinales. Toutes ces fibres transversales se rapprochent les unes des autres sur les parties latérales de la protubérance,

(1) Il convient de dire que, si l'on fait provenir le nom de *pont* de ce que l'aqueduc de Sylvius passe au-dessous de cette partie, l'encéphale étant placé sur sa face supérieure, ce nom pourrait être appliqué à la protubérance, partout où l'on en constate l'existence.

et constituent là, de chaque côté, un volumineux faisceau qui ne contient plus de substance grise, qui n'est plus traversé par des fibres longitudinales, et qui se rend à l'hémisphère cérébelleux correspondant, dont il forme le pédoncule moyen.

Les fibres longitudinales sont, les unes, la continuation des fibres du bulbe, les autres sont des fibres nouvelles qui naissent des amas de substance grise contenus dans la protubérance, ou qui s'y terminent. La racine descendante du nerf trijumeau forme aussi un faisceau des fibres longitudinales dans une partie de la protubérance.

Nous devons signaler encore des fibres nombreuses à direction oblique, presque transversale, lesquelles, placées sous l'épendyme du quatrième ventricule, traversent le sillon médian, et paraissent s'entrecroiser au niveau de ce sillon, celles d'un côté avec celles de l'autre côté. Cet entrecroisement, décrit par M. Valentin et par M. Foville, existerait dans toute l'étendue antéro-postérieure de la face supérieure de la protubérance. Il est certain toutefois qu'un certain nombre des fibres paraissant entrecroisées ne sont que des fibres commissurales faisant communiquer la substance grise d'un côté avec celle de l'autre côté.

Quant aux amas de substance grise, ils sont très-nombreux; et réunis, ils constitueraient une masse assez volumineuse : on en trouve dans tous les intervalles laissés entre eux par les faisceaux de fibres transversales et de fibres longitudinales. Ils sont formés des mêmes éléments que ceux du bulbe rachidien.

Dans une précédente leçon, j'ai parlé de l'atrophie qui envahit un certain nombre de fibres longitudinales de la protubérance dans les cas de lésion étendue d'un des corps

striés, et j'ai dit que ces fibres étaient les fibres pyramidales prolongées au travers de la protubérance. J'ajoute que, dans ces cas, en général, l'atrophie ne porte pas seulement sur ces fibres pyramidales, et que d'autres fibres longitudinales, c'est-à-dire celles qui naissent des amas de substance grise de la protubérance, sont aussi frappées d'atrophie en plus ou moins grand nombre. C'est ainsi que l'on peut s'expliquer comment la moitié de la protubérance qui correspond à une lésion ancienne et étendue d'un corps strié, offre parfois une diminution considérable de volume, tout à fait hors de proportion avec la quantité des fibres pyramidales qui traversent cette partie.

J'ai eu l'occasion, dans un des cas que j'ai cités, de rechercher le siége du centre nutritif des fibres transversales de la protubérance. Je vous rappelle ce fait dans lequel on a constaté une perte de substance des parties superficielles de la protubérance avec atrophie des deux pyramides, surtout de l'une d'elles. La perte de substance siégeait du côté droit de la ligne médiane. Or, les fibres transversales, interrompues par cette lésion, offraient une atrophie manifeste dans le voisinage de la perte de substance. L'atrophie s'étendait beaucoup plus du côté de la lésion que du côté opposé : mais la teinte grise qui indiquait cette atrophie ne se prolongeait pas jusqu'au lobe correspondant du cervelet, on la voyait se terminer en pointe vers le bord antérieur du pédoncule moyen du cervelet. Il est donc difficile de tirer de cette observation une donnée positive, complète : tout ce que l'on peut en conclure, croyons-nous, c'est que les fibres transversales de la protubérance n'ont pas leur centre nutritif dans le cervelet comme on aurait pu le présumer, car si leur centre nutritif siégeait réellement dans

l'un ou dans l'autre des lobes cérébelleux, on aurait vraisemblablement pu suivre l'atrophie jusqu'à l'un de ces lobes (1).

L'ordre dans lequel nous avons étudié la physiologie des autres parties des centres nerveux me paraît encore le plus convenable à suivre pour la protubérance. Nous verrons donc d'abord quels sont les effets que produisent les excitations des diverses parties de la protubérance annulaire, puis nous chercherons à déterminer dans quel sens se fait la transmission des effets de ces excitations ; enfin nous étudierons les fonctions que remplit la protubérance, envisagée comme centre nerveux distinct. La quantité considérable de substance grise que renferme ce renflement indique bien clairement que ces fonctions, quelles qu'elles soient, doivent avoir une grande importance.

a. *Effets des excitations sur la protubérance annulaire.* — D'après M. Longet, dont les expériences n'ont pas été tout à fait concluantes, l'excitation directe et superficielle du pont de Varole, n'engendrerait pas de convulsions ; mais quand l'excitation (produite à l'aide des rhéophores d'un appareil galvanique) est portée plus ou moins profondément dans l'intérieur de cette partie, il y aurait des convulsions très-manifestes. La galvanisation de la pro-

(1) Dans une note précédente, j'ai dit que j'avais eu occasion de voir un autre cas dans lequel les fibres transversales de la protubérance étaient interrompues en plusieurs points, et que, dans ce cas, il n'y avait d'atrophie secondaire des fibres interrompues, ni d'un côté ni de l'autre de la solution de continuité. Je répète ici que les atrophies secondaires des fibres des centres nerveux dépendent sans doute d'une autre cause que de la seule séparation de leurs foyers nutritifs.

tubérance, d'après Todd, donnerait des résultats différents de ceux qu'on obtient en galvanisant la moelle épinière : dans le premier cas, on déterminerait des accès épileptiformes ; dans le second, des accès tétaniques. Il doit y avoir bien certainement une différence entre les effets obtenus dans l'un et dans l'autre cas ; mais peut-être Todd a-t-il été trop loin dans la caractéristique qu'il assigne aux deux sortes d'effets.

L'excitation superficielle et très-légère de la face postérieure de la protubérance donne lieu à des signes de douleur. J'ai maintes fois constaté le fait dans des expériences que j'ai faites sur les origines des nerfs qui naissent de la protubérance annulaire et du bulbe rachidien. La sensibilité du plancher du quatrième ventricule est toutefois moins vive que celle des faisceaux postérieurs de la moelle épinière. Mais la sensibilité que l'on reconnaît ainsi appartient-elle à des éléments propres de la protubérance? La question est très-difficile à résoudre. En effet, pour peu que l'excitation atteigne les parties profondes de la protubérance, en dehors de la région médiane, elle agit ou peut agir sur la racine descendante du nerf trijumeau, racine éminemment sensible. De plus, au-dessous même de l'épendyme du quatrième ventricule, se trouvent des fibres qui émanent du bulbe rachidien et de la moelle épinière, et ce sont peut-être ces fibres seules qui se montrent sensibles, lorsque la lésion est tout à fait superficielle.

Pour ce qui est de la substance grise, sa disposition dans la protubérance empêche de la soumettre d'une façon bien isolée aux agents d'excitation dont nous disposons, et l'on ne peut par conséquent reconnaître directement comment elle se comporte sous l'influence de ces agents. Mais on ne

peut guère douter qu'elle ne soit tout à fait inexcitable de cette façon, exactement comme la substance grise de la moelle épinière.

b. *Sens de la transmission dans la protubérance annulaire.* — Il faut distinguer, lorsqu'on étudie le sens de la transmission des excitations dans la protubérance, les parties latérales des parties médianes.

Les parties latérales constituent les pédoncules moyens du cervelet, et ne sont en relation que d'une façon très-partielle avec les faisceaux de la moelle épinière. Elles contiennent des prolongements d'une partie non entrecroisée des faisceaux antéro-latéraux de la moelle. Nous comprenons donc facilement que la lésion d'une partie latérale de la protubérance puisse avoir une influence directe qui produira un affaiblissement des membres du côté correspondant. Mais il ne faudrait pas s'attendre à voir constamment un effet de ce genre, à la suite d'une pareille lésion. En effet, ces parties latérales reçoivent aussi quelques fibres émanées des faisceaux entrecroisés des pyramides, et d'autres fibres, peut-être entrecroisées aussi, provenant du plancher du quatrième ventricule. Aussi peut-on observer des effets croisés sous l'influence d'une lésion de ces parties. Et enfin, il pourrait y avoir, en ne tenant compte que ces deux sortes de fibres, des effets à la fois directs et croisés. Mais d'autre part, si l'on considère que la grande majorité des fibres des pédoncules cérébelleux moyens se compose de fibres sans relation directe avec les faisceaux entrecroisés ou non du bulbe rachidien, on concevra sans peine que l'effet le plus ordinaire des lésions de cette partie (au point de vue de la paralysie) devra être le plus souvent nul. Nous étudierons plus tard les troubles tout particu-

liers du mouvement que produisent les lésions des parties latérales de la protubérance.

Ce que je viens de dire des régions latérales de la protubérance s'applique en partie à la portion moyenne de ce renflement; car les lésions peuvent atteindre encore ici soit des faisceaux à marche directe, soit des faisceaux entrecroisés dans le bulbe rachidien ou dans la protubérance, soit enfin des fibres qui n'ont aucune communication immédiate avec le bulbe rachidien, c'est-à-dire les faisceaux transversaux qui vont former les pédoncules moyens du cervelet. Les lésions expérimentales de ces derniers faisceaux peuvent déterminer des mouvements de rotation dans un sens ou dans un autre, ou une ataxie plus ou moins prononcée de la motilité ; mais elles ne produisent aucun phénomène de paralysie. Pour les autres faisceaux, leur lésion pourra donner lieu à des paralysies plus ou moins complètes et qui seront, soit directes, soit croisées, soit enfin, en partie directes et en partie croisées, suivant le siége et l'étendue qu'aura cette lésion.

Chez l'Homme, les lésions de la partie moyenne de la protubérance ont sur les membres un effet le plus souvent croisé, c'est-à-dire qu'elles produisent une paralysie des membres du côté opposé au côté où elles siégent. Mais on peut observer en même temps une hémiplégie directe de la face, tandis que, dans les cas où la lésion siége dans une des parties de l'encéphale situées en avant de la protubérance, la paralysie de la face est toujours du même côté que celle des membres, croisée comme elle par conséquent. La paralysie frappant sur les membres d'un côté et sur la moitié de la face du côté opposé a été désignée par M. Gubler sous le nom de *paralysie* ou d'*hémiplégie alterne*, et

ce savant médecin a appelé l'attention sur la signification diagnostique de ces sortes d'hémiplégie, en montrant qu'elles pouvaient être produites par une lésion isolée de la protubérance. On conçoit bien qu'elles pourraient dépendre d'une autre cause : par exemple de l'existence d'une tumeur extra-cérébrale qui comprimerait à la fois une des moitiés de l'isthme cérébral et un des nerfs faciaux ; ou bien encore d'une lésion d'une des parties antérieures de l'encéphale, coïncidant avec une paralysie faciale directe, produite par une autre cause. Mais l'étude attentive du mode d'apparition des symptômes, lorsqu'elle est possible, fera éliminer du diagnostic l'idée de ces dernières causes ; et surtout, si l'hémiplégie alterne s'est produite brusquement, à la suite d'étourdissements ou d'une vraie attaque apoplectique, on ne pourra guère douter du siége de la lésion.

L'hémiplégie alterne type, celle dans laquelle les membres d'un côté et la moitié opposée de la face se trouvent paralysés, trouve une explication assez facile dans les rapports du nerf facial avec la protubérance annulaire. J'ai dit ailleurs que le noyau d'origine de ce nerf correspond à peu près à l'union de la protubérance et du bulbe rachidien. Supposons une lésion de la moitié droite de la protubérance, s'étendant jusqu'à ce noyau d'origine, ou jusqu'au trajet du nerf facial au travers de ces parties du centre nerveux. Si le nerf facial se trouve rompu, dans ce trajet, ou si son noyau d'origine se trouve désorganisé, il y aura forcément paralysie de la moitié correspondante de la face, et d'autre part, à cause des entrecroisements que subissent les éléments de la protubérance atteints par la lésion, il y aura paralysie des membres du côté opposé à la lésion.

C'est là l'explication très-simple de la paralysie alterne due aux lésions de la protubérance annulaire; et, dans ces cas, la paralysie faciale peut présenter deux caractères assez importants et assez significatifs. D'abord, elle peut être beaucoup plus complète que dans les cas où elle fait partie de l'hémiplégie ordinaire. Dans ce dernier cas, en effet, rarement l'hémiplégie faciale est très-prononcée, et constamment le muscle orbiculaire des paupières échappe à la paralysie, ou, du moins, n'est que peu paralysé. Au contraire, lorsqu'il y a hémiplégie alterne par suite d'une lésion de la protubérance, le nerf facial peut être entièrement divisé par cette lésion, et la paralysie faciale qui en résulte est aussi complète que si le nerf était coupé dans son trajet hors de la protubérance : le muscle orbiculaire des paupières est alors tout à fait paralysé. L'autre caractère de cette paralysie faciale, c'est qu'il peut y avoir rapidement perte apparente de l'irritabilité des muscles de la face, comme dans les cas de paralysie faciale, par cause présumée rhumatismale, ou par lésion traumatique. Le nerf facial en effet, dans le cas d'hémiplégie alterne, est séparé de son centre nutritif, c'est-à-dire de son noyau d'origine ; il perd rapidement son excitabilité et s'altère bientôt, exactement comme la partie périphérique d'un nerf qu'on aurait coupé en travers. Il en résulte, comme nous l'avons vu ailleurs, que les excitations galvaniques, au bout de quelques jours déjà, n'ont plus une action aussi vive sur les muscles faciaux et qu'elles ne les mettent que très-difficilement en jeu au travers des téguments. Dans les paralysies faciales de cause cérébrale, on sait au contraire que les nerfs faciaux conservent leur excitabilité, ne subissent aucune atrophie, et que, par con-

séquent, l'irritabilité des muscles est aussi facile à mettre en jeu que dans l'état normal.

M. Gubler a indiqué la possibilité d'autres combinaisons de paralysies pouvant mériter aussi le nom d'hémiplégies alternes. Ainsi, on conçoit très-bien qu'une lésion de la protubérance ou de la partie supérieure du bulbe rachidien puisse produire une paralysie directe d'un des nerfs oculo-moteurs externes, ou de la petite branche d'un des nerfs trijumeaux et une hémiplégie croisée des membres. De même on pourra voir, suivant le siége de la lésion, une paralysie directe d'un des nerfs oculo-moteurs communs, ou de la partie sensitive d'un des nerfs trijumeaux, ou d'un nerf pathétique, d'un des nerfs hypoglosses, d'un des nerfs acoustiques, etc., en un mot, d'un des nerfs crâniens, en même temps qu'il y aura paralysie des membres du côté opposé à celui où siége la lésion.

c. *Fonctions de la protubérance annulaire envisagée comme centre nerveux.*

Les fonctions de la protubérance sont d'une très-grande importance.

D'après M. Longet, cet organe serait le centre de production du *principe incitateur des mouvements de locomotion.*

Laissons de côté pour un moment les termes employés par ce physiologiste. Il est certain que la protubérance annulaire joue un rôle capital dans les phénomènes de la locomotion. C'est dans cette partie des centres nerveux que se lient et s'enchaînent les mouvements coordonnés de la locomotion.

Il ne faut pas s'imaginer que les mouvements complexes de la locomotion s'exécutent nécessairement sous l'in-

fluence incessante de la volonté. Il est clair que la volonté les tient en grande partie sous sa dépendance ; mais ces mouvements une fois déterminés se continuent d'une façon à peu près automatique, soutenus seulement par une intervention vague et presque insaisissable de la volonté, à tel point que leur orientation se maintient à l'insu pour ainsi dire de l'individu.

J'ai à peine besoin de vous dire que les fonctions cérébrales interviennent bien moins encore pour choisir et faire agir de concert les divers muscles qui doivent concourir à la locomotion. Ce travail se fait de lui-même, dès que l'incitation déterminante a provoqué les mouvements de translation.

Si l'on se bornait à étudier l'Homme, on pourrait être amené à des idées tout à fait fausses sur le rôle de la volonté dans la locomotion. On voit en effet les enfants, qui ne font leurs premiers pas que longtemps après leur naissance, et qui n'arrivent à marcher que par une série de progrès successifs, obtenus sous la direction d'une sollicitude attentive et infatigable. Il semble donc, à première vue, que cette sorte d'apprentissage soit indispensable, et que la locomotion soit un résultat de l'éducation du premier âge. Chez certains animaux, on voit aussi des faits analogues, si ce n'est toutefois que chez eux l'éducation ne peut avoir lieu que par imitation. Ainsi les petits du Lapin ne marchent point dans les premières semaines ; les jeunes Chiens ne parviennent à marcher de même que progressivement. C'est ce qu'on observe aussi chez beaucoup d'Oiseaux, chez le Pigeon, chez les Passereaux, etc. On pourrait être tenté, si l'on s'en tenait à ces exemples, de ranger la locomotion parmi ces mouvements complexes

qui, combinés et exécutés d'abord avec difficulté sous l'influence d'efforts énergiques et soutenus de la volonté, finissent par devenir si faciles, si naturels pour ainsi dire, par suite de l'habitude, que la volonté n'y paraît plus intervenir directement d'une façon bien reconnaissable. On peut citer comme exemples, les mouvements nécessités par certains métiers ; le mouvement du pied du rémouleur par exemple, et les mouvements bien autrement compliqués qu'exige le jeu des instruments de musique, tels que le piano, le violon, etc.

Mais on arrive à une manière de voir bien différente, si l'on examine la série des Mammifères et des Oiseaux. On voit qu'un bon nombre de ces animaux commencent à marcher dès leur naissance, de la façon la plus régulière et la plus assurée. Il suffit de rappeler ce qui a lieu pour les Cochons d'Inde, pour les Poulets et les Canards. Pour ceux-ci même, le fait est encore plus saillant quelquefois, car, ainsi qu'on le sait, les jeunes Canards élevés par une Poule vont se jeter à l'eau et nagent sans avoir pu recevoir la moindre initiation de la part de leur guide.

Le mécanisme de la locomotion est donc bien organisé d'avance, et il entre en jeu, dans son ensemble, avec toutes les combinaisons d'agents nécessaires, dès que la volonté l'ordonne. Si l'Homme, le Lapin, le Moineau, le Pigeon, ne marchent pas dès leur naissance, c'est uniquement à cause du développement incomplet des divers organes, et surtout sans doute des centres nerveux. Si l'Enfant naissait en présentant un degré de développement égal à celui qu'offre le Cochon d'Inde, il marcherait dès le premier jour.

Ce que nous venons de dire de la locomotion s'applique

également à la station, attitude qui chez les animaux et chez l'Homme, nécessite le concours d'un nombre considérable de muscles et par conséquent d'un grand nombre de points du système nerveux central. C'est encore la protubérance annulaire qui préside au concours fonctionnel de tous ces agents.

Ces propositions sont fondées sur de très-nombreuses expériences faites par divers physiologistes et qui toutes parlent dans le même sens.

Ainsi, lorsqu'on enlève sur des Poissons ou des Batraciens toutes les parties de l'encéphale qui sont en avant de ce qui, chez ces animaux, représente la protubérance annulaire, la locomotion reste possible. Il nous faudra, plus tard, revenir sur ce qui est relatif à ces animaux. Disons cependant que le cerveau proprement dit se montre d'autant plus étranger au mécanisme de la locomotion que l'animal s'éloigne davantage des Vertébrés supérieurs. Chez les Poissons, lorsqu'on a extirpé tout le cerveau proprement dit, les mouvements natatoires s'exécutent avec une régularité complète ; mais ce qui est surtout remarquable, parce que c'est chez ces animaux que ce fait est le plus prononcé, c'est la spontanéité apparente de ces mouvements. Le Poisson mis dans l'eau semble se mouvoir tout à fait de la même façon qu'un Poisson intact, si l'ablation du cerveau a été faite de façon à ne pas empiéter plus sur une des moitiés de l'encéphale que sur l'autre (sans quoi il y aurait des mouvements de rotation). Il faut une étude toute particulière pour reconnaître les modifications de la nage, produites par l'opération. Si l'ablation du cerveau proprement dit a été faite sur une Grenouille, l'animal d'ordinaire restera immobile, dans son attitude normale ; mais si on

l'excite, il fera tantôt un seul saut, tantôt quelques sauts successifs, et il reprendra ensuite son immobilité, jusqu'à ce qu'une nouvelle excitation détermine de nouveaux mouvements. Si on met la Grenouille ainsi opérée dans l'eau, elle commencera le plus souvent à nager aussitôt, de la façon la plus équilibrée et la plus naturelle, et ne s'arrêtera que lorsqu'elle aura regagné le bord du bassin dans lequel on l'aura mise. On voit ici se produire une substitution de l'action excitatrice des stimulations extérieures à l'action excitatrice volontaire. C'est le même mécanisme qui est mis en jeu, par l'intermédiaire de la protubérance annulaire : mais, dans un cas, cette partie des centres nerveux entre en activité sous l'influence d'une provocation centrifuge, celle de la volonté ; dans l'autre, la provocation est centripète et produite par des excitations extérieures. C'est là vraisemblablement ce qui existe aussi chez le Poisson, mais avec des caractères d'une signification moins claire.

Chez les Oiseaux et les Mammifères, on observe des faits du même genre. Voici un Pigeon auquel on vient d'enlever les hémisphères cérébraux. Il se tient debout ; si je le pousse, il fait quelques pas ; si je le jette en l'air, il ouvre ses ailes et exécute des mouvements de vol jusqu'au moment où il retombe à terre. Si nous avions opéré une Poule de même, nous la verrions se tenir debout aussi, faire quelques pas lorsqu'on la pousserait ; elle se tiendrait même sur une seule patte en équilibre, pendant assez longtemps. Sur un très-jeune Lapin, on peut enlever le cerveau proprement dit, les corps striés et les couches optiques ; l'animal, dont l'encéphale est réduit au bulbe rachidien, au cervelet et à la protubérance annulaire, peut encore marcher. Vous pouvez vous en convaincre, en examinant ce Lapin qui

a été opéré il y a une heure environ : il se tient immobile dans une attitude naturelle de repos ; je le pousse, il fait plusieurs pas réguliers, et redevient immobile. Je le pousse de nouveau, vous le voyez faire encore quelques pas et reprendre son attitude de repos. Quelquefois même, ce qu'on voit également chez les Grenouilles privées de cerveau, il fait quelques pas de lui-même, sans provocation apparente : mais il est probable que, dans ce cas, il y a une excitation prenant naissance dans l'animal lui-même, peut-être au niveau de la plaie.

Dans tous les exemples dont je viens de vous parler, il serait facile d'obtenir une sorte de contre-épreuve achevant de démontrer que c'est bien dans la protubérance qu'a lieu l'enchaînement des mouvements de locomotion, et que c'est bien là qu'il faut que l'excitation arrive pour mettre en jeu tout le mécanisme ; il suffirait de détruire ou de blesser profondément la protubérance. Je vais me borner à le faire sur le jeune Lapin que vous venez de voir. L'opération étant faite, vous pouvez constater que toute locomotion est devenue impossible et que l'animal n'est même plus capable de se tenir sur ses pattes. Or, ce résultat est constant ; dès qu'on détruit la protubérance, ou ce qui la représente, chez un animal quelconque, la marche et la station deviennent impossibles. La démonstration est donc aussi complète qu'on peut le désirer.

Ces expériences d'ablation du cerveau proprement dit, expériences sur lesquelles nous aurons occasion de revenir, permettent de faire quelques remarques sur lesquelles je dois attirer votre attention. Le Lapin opéré que je viens de vous montrer, avait les membres antérieurs manifestement plus faibles que les membres postérieurs. C'est là un carac-

tère qui se retrouve toujours dans les faits de ce genre. On sait que chez l'Homme, à la suite des attaques d'apoplexie, qu'il s'agisse d'une hémorrhagie ou d'un ramollissement du cerveau, l'hémiplégie est presque toujours, dès les premiers moments, plus marquée dans le membre supérieur que dans le membre inférieur, et que constamment, lorsque les phénomènes de paralysie commencent à s'amender, c'est d'abord le membre inférieur qui reprend sa motilité. Je n'ai vu, sur un nombre très-considérable de cas, qu'une seule exception à cette règle générale, et je conserve des doutes sur le siége de l'altération qui avait donné lieu à l'hémiplégie dans ce cas.

Une autre remarque qui doit vous être venue à l'esprit, c'est le peu de trouble que l'ablation du cerveau a produit chez l'animal opéré : je ne parle que du Lapin, lequel représente, dans nos expériences, la classe supérieure parmi les Vertébrés, celle des Mammifères.

Le vulgaire s'imagine que les plaies considérables du cerveau, de cet organe si important à un certain point de vue, doivent être nécessairement suivies d'une perturbation énorme des fonctions, doivent même entraîner rapidement la mort. Or, vous le saviez déjà, il n'en est rien. Des plaies très-étendues du cerveau peuvent être faites sur des Mammifères, sans que la vie soit immédiatement menacée. Bien plus, ainsi que vous le voyez, le cerveau proprement dit peut être enlevé tout entier avec les corps striés et les couches optiques : l'animal survit et survit même assez longtemps. Un jeune Lapin opéré comme je viens de le dire, vivait encore au bout de vingt-quatre heures, se tenait encore dans l'attitude normale, marchait lorsqu'on le poussait, ou qu'on l'excitait en pinçant une partie sensible

quelconque de son corps. Du reste, chez l'Homme aussi, on a vu des lésions considérables du cerveau proprement dit ne pas entraîner la mort par elles-mêmes.

Mais, toutes choses égales, les lésions du cerveau sont plus graves chez l'Homme que chez les autres Mammifères, et chez ceux-ci, elles sont d'autant mieux supportées que l'animal appartient à un ordre inférieur. Il semble qu'au fur et à mesure que l'on monte l'échelle animale, les diverses parties de l'encéphale se lient les unes aux autres par une solidarité de plus en plus étroite, quoique toujours incomplète.

Enfin, dans une même espèce animale, c'est très-généralement dans le jeune âge que les expériences analogues à celles dont nous parlons en ce moment sont le mieux supportées.

Ainsi, le cerveau proprement dit, les corps striés et les couches optiques n'ont pas à remplir un rôle indispensable dans les mouvements de locomotion ; et, au contraire, la protubérance annulaire est le véritable foyer de cette fonction. La locomotion n'est pourtant un mouvement automatique que jusqu'à un certain point, car il faut que le mécanisme de cette fonction soit mis en jeu par une excitation intérieure ou extérieure. Si l'excitation vient du dehors, comme chez les animaux auxquels nous enlevons toutes les parties de l'encéphale situées en avant de la protubérance, le mouvement n'est que momentané et s'arrête presque aussitôt que cesse l'excitation. Si le stimulus émane de ces parties de l'encéphale chez un animal intact, le mouvement peut durer quelque temps, et même, lorsqu'il est provoqué par une incitation volontaire, il dure aussi longtemps que le but n'est pas atteint. Mais en définitive,

la volonté n'a qu'une action indirecte sur la locomotion; elle donne une sorte d'impulsion, et la locomotion, une fois commencée, est comme soutenue et dirigée par la notion plus ou moins distincte du but à atteindre. Le cerveau est si faiblement engagé dans ces phénomènes, que l'on a toute la liberté de sa pensée pendant que l'on marche.

Si la protubérance annulaire est le centre nerveux des mouvements de locomotion, nous ne dirons pas cependant qu'il s'y produit un *principe* incitateur de ces mouvements, car ce serait laisser croire que nous admettons l'existence *d'un je ne sais quoi*, doué d'attributs particuliers et dont dépendrait la faculté de translation qui se montre chez les animaux. Il serait même, à mon avis, tout à fait hors de propos de supposer que la protubérance annulaire est en possession d'une propriété particulière, en vertu de laquelle elle pourrait présider à la locomotion, et qu'on pourrait désigner, pour la commodité du langage, sous le nom de *locomotricité*. Je crois qu'ici encore on commettrait une erreur préjudiciable à la saine appréciation des faits. D'abord assigner une propriété physiologique à un organe, et surtout à un organe aussi complexe que la protubérance, c'est détourner ce terme du sens qu'on lui donne généralement. Les propriétés physiologiques appartiennent aux éléments anatomiques, et non aux organes. Et d'ailleurs, il ne s'agit pas là d'une propriété physiologique; c'est un résultat, c'est une action, c'est une fonction. Je ne vois encore ici que des cellules et des fibres nerveuses, dans des relations réciproques si peu connues, que je suis tenté de dire que nous les ignorons complétement.

Les fibres nerveuses me paraissent ne posséder que la propriété déterminée dans nos précédentes études, c'est-à-

dire la neurilité. Quant aux cellules, nous ne connaissons pas plus leurs propriétés physiologigues et leur mode d'activité que nous ne les connaissons pour les cellules de la moelle épinière. Mais quoi qu'il en soit de ces propriétés et de ce mode d'activité, il me semble que le résultat de leur mise en jeu a surtout pour effet de transmettre l'excitation plus ou moins modifiée à d'autres cellules ou à certaines fibres. Pourquoi la transmission de l'excitation se fait-elle dans tel ou tel sens? Pourquoi reste-t-elle limitée à un certain nombre d'éléments anatomiques dans certains cas? Et pourquoi, dans d'autres cas, s'étend-elle à de très-nombreux éléments, souvent très-distants les uns des autres, et associés en groupes particuliers? Ce sont là des questions que nous aurions pu nous poser à propos des mouvements adaptés de défense, de conservation, exécutés par la moelle, et que nous soulevons ici, en avouant que nous n'avons aucune réponse satisfaisante à y donner. Ce qui se passe dans ces phénomènes de communication est profondément obscur; mais peut-être de nouveaux efforts dans la voie des recherches anatomiques et expérimentales finiront-ils par nous permettre de fouiller d'un regard plus pénétrant la physiologie des centres nerveux. Toujours est-il qu'il ne faut pas craindre de reconnaître et de dire que la vue superficielle dont on s'est contenté jusqu'à présent est tout à fait insuffisante. Les difficultés que je signale en ce moment vont se présenter à nous de nouveau dans nos études sur la sensibilité.



VINGT-QUATRIÈME LEÇON

30 juillet 1864.

FONCTIONS DE LA PROTUBÉRANCE ANNULAIRE.

Tendance à l'attitude normale chez les animaux. — La protubérance annulaire paraît être le centre nerveux où les impressions se transforment en sensations. — Elle doit être considérée aussi comme le foyer d'incitation des réactions émotionnelles. — Pédoncules cérébraux.

Nous avons vu dans notre précédente réunion, que la protubérance annulaire est le centre nerveux qui met en jeu, par l'intermédiaire de la moelle épinière, les mouvements nécessaires pour la locomotion. C'est aussi le centre nerveux qui excite par le même intermédiaire et maintient en action l'ensemble de muscles dont la station exige le concours. Il faut d'ailleurs tenir compte, dans la physiologie de la locomotion et de la station, du rôle important que jouent, ainsi que je l'ai dit ailleurs, les actions réflexes dont la moelle épinière est l'instrument. Mais nous n'en avons pas fini avec les fonctions de la protubérance.

L'influence de la protubérance sur la station nous amène naturellement à parler de l'attitude normale des animaux, car la station, à tout prendre, n'est qu'une des formes de

cette attitude. Or, comme on pouvait le prévoir par ce rapprochement, c'est aussi la protubérance qui préside à l'attitude normale des animaux. Pour prendre et conserver cette attitude, les animaux ont besoin de faire contracter un grand nombre de muscles, et c'est de la protubérance que part l'excitation qui va mettre en action les différents points de la moelle épinière d'où partent les nerfs destinés à ces muscles. Il ne s'agit pas là de phénomènes réellement volontaires, mais bien plutôt de phénomènes réflexes, sur lesquels toutefois la volonté, dans l'état normal, peut agir d'une façon plus ou moins puissante. La tendance à l'attitude normale se trouve chez tous les animaux, aussi bien chez les Vertébrés que chez les Invertébrés : on peut dire cependant qu'elle est peut-être plus impérieuse encore chez les Invertébrés que chez les Vertébrés. Il est d'ailleurs facile de démontrer que le mécanisme, par suite duquel l'animal garde son attitude normale, ou la recouvre lorsqu'il l'a perdue, est, au fond, indépendant des parties antérieures de l'encéphale. L'expérience peut être faite sur de jeunes Mammifères ou sur des Oiseaux. Voici un très-jeune Lapin et un Pigeon sur lesquels j'ai enlevé toutes les parties qui sont situées en avant de la protubérance. Ils se tiennent dans l'attitude normale: si on renverse sur le flanc ou sur le dos un de ces animaux, il se relève immédiatement. Je recommence plusieurs fois; chaque fois, l'animal reprend son attitude normale. Une Poule ainsi opérée, peut même, comme je vous l'ai dit, se tenir sur une seule patte, ou sous l'influence de la somnolence qui tend sans cesse à l'engourdir, elle peut cacher sa tête sous son aile; et tout cela, bien certainement, sans la moindre intervention de la volonté. Je vous montre encore l'expérience sur une Gre-

nouille. Je viens d'enlever toute la partie de l'encéphale qui est en avant du cervelet. Vous voyez que l'animal, remis sur la table, rapproche de son corps ses membres postérieurs fléchis et se tient ainsi dans son attitude ordinaire. Je renverse la Grenouille sur le dos; immédiatement elle se retourne, se remet sur le ventre et reprend encore son attitude normale. Je la renverse de nouveau, je cherche à la maintenir renversée, et vous voyez les efforts qu'elle fait pour se retourner. Or, j'ai enlevé chez cette Grenouille non-seulement les parties de l'encéphale qui sont en avant de la protubérance, mais même une certaine partie de cette région des centres nerveux. Pour peu que je pousse plus loin la mutilation, si j'enlève une portion du bulbe rachidien, immédiatement je rends impossibles les manifestations de la tendance à l'attitude normale. Il y a encore des actions réflexes très-vives dans les membres, et cependant si je mets l'animal sur le dos, il y reste sans faire le moindre effort pour reprendre son attitude normale. Chez la Grenouille, le centre qui préside à cette tendance est surtout la partie de l'encéphale qui représente le bulbe rachidien; mais celle qui est l'analogue de la protubérance n'y est pas étrangère, car, lorsqu'elle est lésée profondément, les efforts de la Grenouille sont peut-être moins prompts et sont certainement moins nettement appropriés au but à atteindre. Il s'agit bien, dans ces cas, d'une sorte d'action réflexe, comme je l'ai dit, et d'une action déterminée, non pas par le contact de la peau de la région dorsale avec le sol ou la table d'expériences, mais par la simple subversion de l'attitude normale. Cette subversion produit une excitation qui provoque l'ensemble des mouvements nécessaires au retour à cette attitude. Ce qui

montre qu'il en est bien ainsi, c'est qu'on peut dépouiller de sa peau la Grenouille opérée, et si on la renverse, on la verra se retourner encore : on a pourtant ainsi supprimé presque complétement la possibilité d'actions réflexes partant des extrémités périphériques des nerfs, et l'on ne peut guère, par conséquent, attribuer le mouvement spontané de renversement de l'animal à l'excitation des nerfs de la région dorsale. D'ailleurs, on voit les mêmes effets se produire, lorsqu'on suspend par les tissus de la paroi inférieure de l'abdomen la Grenouille opérée, de façon à empêcher tout contact des régions dorsales de son corps et de ses membres avec les objets extérieurs, et lorsqu'on la renverse un peu brusquement en la soulevant avec le fil qui sert à la suspendre, elle fera encore quelques efforts pour arriver à rétablir son attitude normale.

Jusqu'ici, nous n'avons parlé de la protubérance annulaire que dans ses rapports avec des phénomènes de mouvement. Il nous faut l'envisager maintenant dans ses relations avec la sensibilité. Question difficile !

M. Longet place dans la protubérance annulaire le siége du *sensorium commune*, c'est-à-dire du centre auquel arrivent toutes les impressions périphériques, et dans lequel elles se transforment en sensations. On a beaucoup fait voyager le *sensorium commune ;* on l'a établi tantôt dans le cerveau proprement dit, tantôt dans les couches optiques, tantôt dans le cervelet, et la plupart des déterminations de ce genre ont été faites sans raisons valables, sans qu'on ait pris pour point de départ une donnée expérimentale quelconque. Or, il n'en est pas de même certainement de l'opinion émise par M. Longet, et les expériences sur lesquelles il s'appuie me paraissent bien avoir la signification qu'il

leur attribue. A vrai dire même, je ne conçois pas bien comment d'autres expérimentateurs, ayant vu les mêmes faits, ont pu combattre sur ce point les idées de ce physiologiste.

Déjà Lorry avait placé dans la protubérance et le bulbe réunis le siége du centre perceptif des impressions, et sa manière de voir avait été adoptée, comme le dit M. Longet, par un bon nombre de physiologistes, MM. Serres, Desmoulins, Bouillaud, Gerdy, J. Müller, qui presque tous, du reste, avaient localisé ce centre, surtout ou exclusivement dans la protubérance annulaire.

M. Longet a prouvé par de nombreuses expériences que l'ablation du cerveau proprement dit n'abolit pas la sensibilité. Malgré même l'ablation des corps striés, des couches optiques, des tubercules quadrijumeaux et du cervelet, le crâne ne contenant plus que la protubérance annulaire et le bulbe rachidien, des Lapins et des Chiens ainsi opérés témoignaient, par une agitation violente, par des *cris plaintifs*, de la douleur qu'ils ressentaient lorsque l'on pinçait le nerf trijumeau dans le crâne, ou lorsqu'on soumettait l'animal à de vives excitations extérieures. Si on lésait alors profondément la protubérance, il n'y avait plus ni cris, ni agitation, sous l'influence de pincements violents ; et cependant la circulation, la respiration et les autres fonctions continuaient à s'accomplir pendant quelque temps. L'animal qui vient de perdre sa protubérance a donc perdu, dit M. Longet, son centre perceptif des impressions sensitives.

J'ai répété les expériences de M. Longet, et j'ai obtenu exactement les mêmes résultats que lui. Je vais d'ailleurs vous rendre témoins d'une expérience de ce genre, et je

pense que vous serez convaincus comme moi du rôle important de la protubérance dans les phénomènes de sensibilité. Ce jeune Lapin que je vous ai déjà montré n'a plus ni cerveau proprement dit, ni corps striés, ni couches optiques. Il ne reste plus dans son crâne que la protubérance annulaire, le bulbe rachidien, le cervelet et les tubercules quadrijumeaux. Je pince fortement sa queue : vous le voyez immédiatement s'agiter violemment, il fait même plusieurs pas, comme pour s'échapper, et vous l'entendez crier. Je pince une oreille ou une lèvre : même agitation, mêmes cris. Ces cris peuvent-ils être considérés comme des phénomènes réflexes? J'ai insisté sur le caractère plaintif que M. Longet assigne aux cris poussés par les animaux qu'il avait opérés. On ne peut pas en effet ne pas être frappé d'un caractère aussi marqué. Lorsque nous avons parlé de la physiologie du bulbe rachidien, nous avons vu des animaux chez lesquels tout l'encéphale avait été enlevé, à l'exception du bulbe rachidien : ces animaux criaient encore quand on les pinçait; mais quelle différence entre les cris qu'ils jetaient et ceux qu'ils poussent lorsque l'expérience a laissé la protubérance annulaire en place. Dans le premier cas, chaque excitation d'une partie restée sensible provoquait un cri bref, unique pour une seule excitation, toujours le même, comparable à ces sons qu'émettent les jouets d'enfants lorsqu'on les presse en un certain point, dépourvu, en un mot, d'aucune espèce de signification. C'était bien là le cri réflexe. Mais ici, chez ce Lapin, quelle différence ! Lorsque j'excite un point sensible, ce n'est plus ce cri bref ; c'est un cri prolongé, indubitablement plaintif; et, pour une seule excitation, l'animal pousse plusieurs cris successifs, exactement

semblables aux cris de douleur que jette le Lapin encore intact, lorsqu'il est soumis à une vive irritation. Je dirai même plus : il me semble que ce Lapin opéré est devenu, par suite de l'opération, plus sensible que ne le sont les animaux de cette espèce dans l'état normal (1).

Concluons donc, à l'exemple de M. Longet, que la protubérance annulaire est le véritable centre perceptif des impressions sensitives.

Je ne sais, en effet, jusqu'à quel point les idées que l'on se fait de la sensibilité et des sensations sont justes. Pour moi, il me semble que, si l'on s'appuie uniquement sur l'expérimentation et sur les résultats très-nets qu'elle donne, les parties de l'encéphale situées en avant de la protubérance annulaire ne jouent aucun rôle nécessaire dans la sensation proprement dite. Il ne m'est pas démontré que la participation de l'intelligence soit indispensable, pour qu'il y ait sensation. Pourquoi refuserait-on le nom de sensations aux phénomènes que nous avons vus se manifester par l'intermédiaire de la protubérance? Qu'est-ce d'ailleurs qu'une sensation? Que savons-nous de précis sur

(1) On peut observer, chez les Animaux opérés de la même façon que ce Lapin, des phénomènes très-remarquables d'adaptation des réactions à la nature de l'excitation. Ainsi des Surmulots, chez lesquels on avait enlevé les hémisphères cérébraux, les corps striés et les couches optiques, étendaient la tête sur le cou, et faisaient un mouvement général des membres, lorsqu'on pinçait une oreille ; en même temps cette oreille offrait une sorte de spasme tonique : mais venait-on à souffler brusquement sur une oreille, à l'instant ils secouaient la tête et les oreilles, en clignant des yeux. L'expérience répétée un grand nombre de fois sur un même animal donnait toujours les mêmes résultats, variés suivant le mode d'excitation.

cette question ? Sommes-nous forcés de prendre, comme point de départ, les formules et les définitions tirées exclusivement des élucubrations métaphysiques?

Lorsque nous envisageons, non plus seulement le groupe supérieur du Règne animal, c'est-à-dire les Vertébrés, mais l'ensemble de ce Règne, nous reconnaissons facilement que l'exercice de la sensibilité est loin d'être l'apanage exclusif des animaux pourvus d'un système nerveux complet. C'est au contraire, comme on le sait, un des attributs dévolus à tous les animaux. Ils sont tous susceptibles d'éprouver des impressions de la part du monde extérieur et de réagir sous l'influence de ces impressions. Si l'on peut admettre que, chez quelques-uns d'entre eux, la sensibilité ne peut pas être facilement distinguée des simples phénomènes d'excito-motricité, il est difficile d'étendre cette fin de non-recevoir à tous les Invertébrés. Beaucoup d'entre eux ont certainement une véritable sensibilité qui leur permet d'éprouver des sensations plus ou moins variées, et, entre autres, des sensations de contact ou de douleur. Or, n'en est-il pas un grand nombre, parmi ces animaux, qui sont dépourvus d'intelligence ? Si l'on veut absolument voir dans la perception un acte intellectuel, il faut donner un autre nom au phénomène d'activité nerveuse qui a lieu entre l'arrivée de l'impression dans les centres nerveux, et les manifestations de douleur qu'elle provoque. Ce phénomène, quel qu'il soit, et de quelque nom qu'on l'appelle, se produit évidemment chez tous les animaux inférieurs doués de sensibilité, et c'est le même qui provoque le cri et l'agitation convulsive chez les animaux auxquels on a enlevé le cerveau et chez lesquels on excite vivement une partie ordinairement sen-

sible du corps. L'intelligence n'est que secondairement engagée dans le phénomène de la sensibilité : son intervention est contingente. Ce qui fait défaut chez les animaux tout à fait inférieurs, et peut-être jusque chez des animaux assez rapprochés des Vertébrés, c'est la transformation de ces sensations en idées, quelque simples, quelque rudimentaires qu'on les conçoive, et c'est cette transformation qui est, comme le dit M. Longet, le caractère véritable de la participation du cerveau aux phénomènes de la sensibilité.

Je n'ai certes pas l'intention d'essayer de résoudre le mystérieux problème de la sensibilité ; je sais trop combien de pareilles tentatives sont radicalement vaines : mais je ne puis cependant me dispenser de vous dire un mot de la manière évidemment inexacte dont on se représente assez généralement ce phénomène physiologique. Il semble, dans le langage scientifique le plus répandu, que la sensibilité soit une propriété physiologique ou vitale, appartenant également à des éléments variés, tels que certains tubes nerveux et certaines parties de la substance grise des centres nerveux. Or, il est bien clair que l'on fait ici, au point de vue de la physiologie générale, une confusion très-regrettable entre des phénomènes bien différents. Malheureusement, l'acception communément donnée au mot « sensibilité » rend difficile la réforme qui me paraît nécessaire. Il faudrait, en effet, distinguer avec soin la *sensitivité* de la *sensibilité*. Déjà, du reste, lorsqu'on parle des fibres nerveuses qui servent à transmettre les impressions, on les désigne fréquemment sous le nom de *fibres sensitives*, et le mot est très-bien appliqué ; ce sont là, en effet, les fibres qui servent à déterminer des sensations. La *sensiti-*

vité est donc, comme je l'ai dit ailleurs, l'aptitude fonctionnelle des fibres nerveuses dites *sensitives*. Mais la *sensibilité* n'appartient et ne saurait appartenir qu'aux éléments dans lesquels les impressions se transforment en sensations; du moins, si jamais une pareille modification du langage scientifique était réalisée, c'est ainsi qu'il faudrait entendre le mot « sensibilité ». La *sensibilité*, comprenons-le bien, est la propriété physiologique de ces éléments des centres nerveux, comme la *contractilité* est la propriété physiologique des muscles, comme la *neurilité* est la propriété physiologique des fibres nerveuses.

Les impressions périphériques, déjà plus ou moins modifiées dans les noyaux d'origine des nerfs centripètes, arrivent dans les masses de substance grise de la protubérance; ou, en d'autres termes plus exacts, les éléments nerveux qui mettent en communication les noyaux d'origine des nerfs centripètes avec la substance grise de la protubérance, sont mis en activité d'une certaine façon, et propagent l'excitation qu'ils ont reçue jusqu'à la protubérance. Les cellules nerveuses de ce centre nerveux, qui sont ainsi excitées, entrent en activité à leur tour, et leur mode d'activité, par un mécanisme impénétrable, transforme les impressions en sensations. On devrait entendre, je le répète, par le mot de *sensibilité*, la propriété physiologique qui permet à ces éléments d'effectuer, en entrant en activité, cette merveilleuse transformation. Et cependant ces éléments ne sont pas sensibles, dans l'acception vulgaire du mot, ou, comme nous le disons, ne sont pas sensitifs; mais qu'importe? Il n'y a là rien qui puisse nous étonner, puisqu'il s'agit d'un fait dont nous avons déjà vu un exemple analogue. Ne savons-nous pas,

en effet, que la substance grise de la moelle, qui provoque des mouvements par voie excito-motrice, est inexcitable par nos moyens d'expérimentation ?

Quoi qu'il en soit de ces considérations, un fait incontestable doit ressortir de nos études sur les rapports de la protubérance annulaire avec la sensibilité, c'est qu'au point de vue physiologique, on peut réellement considérer cette partie de l'encéphale comme le centre nerveux où les impressions se changent en sensations. Lorsque les excitations périphériques ne dépassent pas une certaine intensité, il ne se produit que des sensations, variées suivant le mode et la force des excitations ; lorsqu'elles deviennent très-intenses, elles déterminent une sorte d'agacement des éléments de la substance grise, d'où naît la douleur. Ces sensations peuvent provoquer des mouvements extrêmement complexes, sans la participation du cerveau proprement dit, et M. Carpenter a proposé de donner à ces phénomènes le nom de phénomènes *sensitivo-moteurs* ou *sensori-moteurs*, nom qui rappelle les phénomènes purement réflexes ou *excito-moteurs*. Le même physiologiste, complétant cette sorte de classification, a donné le nom de phénomènes *idéo-moteurs* à ceux qui, comme le mot l'indique, consistent en mouvements provoqués par les idées.

En envisageant comme nous l'avons fait les fonctions de la protubérance annulaire, nous sommes conduits à rejeter la manière de voir de J. Müller, qui admettait que la protubérance est douée d'un certain degré de pouvoir volontaire. Si le mode de détermination des mouvements qui se manifestent chez les animaux dont tout l'encéphale a été enlevé, à l'exception de la protubérance annulaire et du bulbe rachidien, présente quelques analogies dans cer-

tains cas avec celui des mouvements volontaires, il faut pourtant dire qu'il n'y a qu'analogie, et que les manifestations volontaires réelles paraissent bien émaner des parties de l'encéphale qui sont situées en avant de la protubérance.

Je n'ajouterai qu'un mot encore à ce que je vous ai dit du rôle de la protubérance dans la sensibilité ; c'est qu'elle paraît présider non-seulement à la sensibilité générale, mais encore à certaines sensibilités spéciales. Ainsi il me paraît certain que les sensations auditives et gustatives ont lieu dans cette partie des centres nerveux.

— La protubérance annulaire doit encore être considérée comme le centre d'association des mouvements émotionnels plus ou moins généralisés, que la cause excitante émane du cerveau proprement dit, ou vienne de l'extérieur. Il nous sera facile de démontrer expérimentalement l'exactitude de cette proposition, surtout si nous choisissons des animaux qui aient une vive excitabilité émotionnelle. Le Rat est un animal qui se prête très-bien à ce genre d'expériences. Il est très-craintif, très-impressionnable; il bondit pour peu qu'on le touche ; le moindre bruit le fait tressaillir. Un certain bruit d'appel fait avec les lèvres, ou un souffle brusque imitant celui qu'émettent les Chats en colère, excitent surtout chez le Rat une vive émotion. Voici donc un Rat sur lequel j'ai enlevé le cerveau proprement dit, les corps striés et les couches optiques. Vous le voyez, il est très-tranquille : je fais avec les lèvres le bruit d'appel que j'ai indiqué, et aussitôt l'animal a fait un brusque soubresaut. Chaque fois que je fais le même bruit, vous voyez un nouveau soubresaut. Tous ceux d'entre vous qui

ont pu examiner les effets de l'émotion chez le Rat, doivent reconnaître qu'ils offrent ici complétement leurs caractères ordinaires. Cette expérience aura eu le double avantage de vous faire voir en même temps que la protubérance est le foyer excitateur des mouvements émotionnels, et de plus, qu'elle est bien le centre de la sensibilité auditive.

Dans les grandes expressions émotionnelles de l'Homme, dans le rire et les pleurs, la protubérance annulaire joue le rôle le plus important. Sous l'influence de la joie, de la gaieté, ou, au contraire, de la tristesse, du chagrin, du désespoir, un certain nombre ou même la plupart des éléments actifs de la protubérance *s'affectent* à l'unisson, et, par une excitation connexe de fibres motrices plus ou moins nombreuses, une harmonie de mouvements éclate, qui varie suivant les éléments *affectés*, ou suivant la nature et l'intensité de leur *affection*. Dans le rire, dans les pleurs, provoqués par des excitations particulières des nerfs (chatouillement, douleur physique), ou par des maladies nerveuses (hystérie), le point de départ diffère évidemment de celui des causes morales ; mais le mécanisme mis en jeu est exactement le même. Enfin, dans ces états de démence où le rire et les pleurs se produisent sous l'influence de provocations qui n'auraient aucune action sur un encéphale sain, c'est encore par une combinaison instrumentale semblable que ces phénomènes ont lieu.

Si je m'étais proposé de vous faire une histoire physiologique complète de la protubérance annulaire, il me resterait à vous parler encore d'un certain nombre de faits, et entre autres, des expériences de M. Cl. Bernard, relatives à l'influence de certaines régions de ce centre nerveux et de

la partie supérieure du bulbe sur les fonctions des reins, du foie, des glandes salivaires. Qui ne sait aujourd'hui, comme je vous l'ai déjà rappelé à propos du bulbe, que la piqûre de telle ou telle région déterminée de ces parties centrales détermine soit un diabète, soit de la polyurie simple, soit de l'albuminurie, soit enfin une exagération de la sécrétion salivaire, probablement par excitation des noyaux d'origine des nerfs pneumogastriques ou des nerfs trijumeaux? Mais, comme je vous l'ai annoncé dès le début du cours, je suis forcé de me borner à certains points de la physiologie des diverses parties, et je dois laisser de côté ces faits si intéressants dont l'exposition m'entraînerait trop loin, et sur lesquels vous trouverez d'ailleurs dans les leçons de M. Cl. Bernard, les détails les plus étendus et les plus précis.

— Dans tout ce que je viens de vous dire, je ne vous ai parlé que des fonctions de la protubérance annulaire et je n'ai pas fait allusion aux *pédoncules cérébraux*. Cependant ils avaient été laissés en place dans plusieurs de nos expériences, et ils ont pu jouer un certain rôle dans les phénomènes que nous avons observés. De plus, ce sont eux qui mettent le cerveau en communication avec les autres parties de l'encéphale, c'est-à-dire avec les tubercules quadrijumeaux, le cervelet, la protubérance annulaire, le bulbe rachidien, et, par l'intermédiaire de celui-ci, avec la moelle épinière. Il est donc nécessaire d'en dire quelques mots.

Les pédoncules cérébraux ne sont pas seulement, comme on pourrait se l'imaginer à première vue, des faisceaux formés par la réunion de fibres provenant des diverses parties que je viens d'énumérer, ou s'y rendant; ce sont des par-

ties complexes, car, comme vous le savez, les pédoncules contiennent des amas considérables de substance grise. On peut donc tirer de cette notion la conclusion qui en découle naturellement : c'est que les pédoncules cérébraux, en même temps qu'ils jouent le rôle d'organes conducteurs, sont des foyers spéciaux, et sans doute puissants, d'innervation.

Quoique j'aie l'intention de laisser de côté, autant que possible, ce qui est relatif à l'anatomie des parties dont j'ai encore à vous parler, je ne puis pas me dispenser de vous rappeler les faits de texture qui peuvent jeter quelque lumière sur la physiologie de ces parties.

Cherchons d'abord quelles sont les relations anatomiques directes qui existent entre la moelle épinière et le cerveau par l'intermédiaire des pédoncules cérébraux. J'en ai déjà dit un mot à propos de la physiologie de la moelle et du bulbe rachidien. Nous avons vu que les pyramides antérieures vont former, après avoir traversé la protubérance, la partie basilaire ou l'étage inférieur des pédoncules cérébraux, et que leurs fibres vont se rendre en définitive aux corps striés. Or, ces pyramides sont formées en partie, comme je vous l'ai dit, par des fibres des faisceaux latéraux et quelques fibres aussi des faisceaux antérieurs de la moelle épinière. De plus, elles contiennent des fibres émanées des faisceaux postérieurs, et enfin quelques autres qui proviennent de la substance grise de la moelle. Complétons ces données en peu de mots. On considère assez généralement l'étage inférieur des pédoncules cérébraux comme formé presque exclusivement par les prolongements des fibres des pyramides antérieures. Il n'en est rien pourtant. Que l'on compare le volume d'une des pyramides avec

celui des faisceaux qui constituent cet étage inférieur, on verra qu'il y a une disproportion très-considérable. Les pyramides ne forment évidemment qu'une partie de cet étage, et le reste est constitué par des fibres qui naissent dans le bulbe rachidien et la protubérance, et qui se portent aussi, comme les faisceaux pyramidaux, vers les corps striés.

Ce fait devient d'ailleurs évident lorsqu'on étudie les pédoncules cérébraux de certains Mammifères, des Rongeurs, des Ruminants, des Carnassiers, par exemple. Chez le Lapin, on voit le faisceau que forme le prolongement d'une pyramide antérieure à la face inférieure du pédoncule, se détacher complétement du reste du pédoncule, en faisant une saillie bien limitée : arrondi, demi-cylindrique près du bord antérieur de la protubérance, il s'étale plus en avant, en formant une bande triangulaire, à base antérieure, et il est d'autant plus reconnaissable que sa couleur est beaucoup plus blanche que celle du reste de la surface pédonculaire. Or, ce faisceau n'occupe qu'une partie peu étendue de cette surface, et le reste est constitué par des fibres qui prennent origine dans la protubérance et le bulbe. Eh bien ! il est facile de constater que ce faisceau n'est même pas uniquement formé des fibres de la pyramide antérieure correspondante, car il est notablement plus volumineux que cette pyramide. On peut observer une disposition analogue chez le Mouton et chez le Chien.

Ainsi, voilà un des faisceaux de communication entre le cerveau et la moelle épinière qui est bien déterminé. Les résultats des dissections sont corroborés par les observations pathologiques qui montrent l'atrophie des pyramides se produisant sous l'influence des lésions des corps striés. Quelles sont les autres communications directes entre ces

deux centres nerveux? Ici, nous sommes forcés d'être beaucoup plus réservés dans nos affirmations. On admet généralement qu'une partie des faisceaux latéraux du bulbe rachidien traverse aussi la protubérance annulaire et se prolonge ensuite au travers des pédoncules jusqu'au cerveau ; mais, en réalité, il est très-difficile de constater d'une façon bien nette ce qui en est. Il semble bien qu'un certain nombre de fibres suivent en effet le trajet susdit; mais n'est-ce pas une apparence trompeuse? Et en tous cas, ces fibres représentent-elles une grande partie des faisceaux du bulbe rachidien et de la moelle épinière? Dans les faits que j'ai vus de lésion ancienne des diverses parties du cerveau, corps striés, couches optiques et hémisphères cérébraux, je n'ai jamais trouvé d'atrophie notable des faisceaux latéraux du bulbe rachidien; et, quant aux faisceaux antéro-latéraux de la moelle, ils n'offraient d'altération que lorsque les pyramides antérieures elles-mêmes étaient atteintes par l'atrophie : j'ai dit ailleurs que l'on n'observe jamais d'atrophie des faisceaux postérieurs de la moelle dans les cas dont il s'agit. De telle sorte que l'on serait tenté d'admettre que les fibres des pyramides et leurs prolongements pédonculaires sont les seules connexions directes entre le cerveau et la moelle. Mais les faits que nous invoquons ont-ils une valeur décisive? Toutes les fibres qui vont de la moelle épinière au cerveau doivent-elles nécessairement s'atrophier, lorsqu'une lésion cérébrale vient à rompre leur continuité ? C'est ce qu'on ne peut pas avancer avec assurance. D'ailleurs, je n'ai pas vu sans doute tous les cas possibles de lésions encéphaliques anciennes. On ne peut donc qu'émettre des doutes sur l'opinion qui admet une continuité directe entre un

très-grand nombre de fibres des faisceaux de la moelle et les fibres des pédoncules cérébraux. Je suis très-disposé à croire, pour ma part, que le plus grand nombre des fibres des faisceaux de la moelle, qui ne contribuent pas à la formation des pyramides antérieures, se perdent avant d'arriver au cerveau proprement dit, les unes, dans les pédoncules cérébelleux moyens et postérieurs, les autres dans le bulbe rachidien, la protubérance annulaire, les pédoncules cérébraux, les tubercules quadrijumeaux.

Les pédoncules cérébraux seraient donc constitués principalement, en fait de fibres nerveuses, par les fibres des pyramides antérieures, prolongées au travers de la protubérance, par des fibres nées des amas de substance grise du bulbe rachidien, de la protubérance, du cervelet et des tubercules quadrijumeaux, et enfin par les fibres qui prennent origine dans les amas de substance grise des pédoncules cérébraux eux-mêmes.

Les amas de substance grise qui se voient symétriquement des deux côtés de la ligne médiane, sont d'abord la couche assez épaisse qui sépare l'étage inférieur des pédoncules de l'étage moyen. Cette couche offre, chez l'Homme, une teinte brunâtre, ou noirâtre, due à la grande quantité de pigment que renferment les cellules nerveuses qui s'y trouvent en très-grand nombre. C'est le *locus niger* de Sömmerring. Chez les autres Mammifères, les Rongeurs, les Ruminants, les Carnassiers, par exemple, elle a la teinte ordinaire de la substance grise.

Un second amas de substance grise se trouve de chaque côté de la ligne médiane, vers le milieu de l'étage moyen

des pédoncules. La substance grise est là mêlée de beaucoup de substance blanche, de façon qu'elle a une teinte très-peu foncée et que les bords qui la limitent ne sont pas nettement accusés. Un autre amas de substance grise, assez étendu aussi, existe de chaque côté, entre l'étage moyen et l'étage supérieur ; et, enfin, il en existe encore un, situé sur la ligne médiane, au-dessous de l'aqueduc de Sylvius, et qui fait suite à cette couche de substance grise qui se trouve sous le plancher du quatrième ventricule, couche dans laquelle résident les noyaux d'origine de la plupart des nerfs crâniens. Chez beaucoup de Mammifères, à mesure que les pédoncules se rapprochent davantage du cerveau proprement dit, ils contiennent une quantité de plus en plus grande de substance grise disséminée, de telle sorte qu'ils offrent à l'intérieur une coloration uniformément grisâtre.

Les notions spéciales de physiologie, relatives aux pédoncules cérébraux, sont très-restreintes.

On sait qu'ils font partie des régions de l'encéphale douées d'excitabilité. Lorsqu'on les blesse dans les expériences, il y a toujours un sursaut de l'animal, et le plus souvent des cris de douleur. Lorsqu'on lèse le cerveau proprement dit, l'animal reste impassible, tant que l'instrument n'a pas atteint les pédoncules cérébraux ; on est averti par l'agitation convulsive, par des cris plaintifs, que l'on a pénétré jusqu'à ces parties. C'est encore ce que l'on constate facilement, comme nous le verrons, quand on soumet à des lésions de plus en plus profondes, les tubercules quadrijumeaux; il n'y a des secousses convulsives et parfois des marques de douleur, que lorsqu'on arrive aux faisceaux pédonculaires situés sous les tubercules. Les pédon-

cules sont donc des parties sensibles et excito-motrices, mais il n'a pas été possible de déterminer exactement comment sont distribués dans ces parties les éléments doués de sensibilité et ceux qui sont excito-moteurs ou simplement moteurs. Il est d'ailleurs probable qu'outre ces éléments, il en est d'autres, peut-être nombreux, qui ne sont pas excitables par les agents expérimentaux : il en est sans doute ainsi surtout des fibres qui naissent dans les pédoncules eux-mêmes, ou même de celles qui prennent origine dans la protubérance.

Les lésions des pédoncules cérébraux produisent des effets croisés, soit comme spasmes musculaires, soit comme affaiblissement du mouvement. Chez l'Homme surtout, l'effet croisé est constant.

Les pédoncules cérébraux contiennent les noyaux d'origine des nerfs oculo-moteurs communs, du moins d'une certaine partie des filets d'origine de ces nerfs. Aussi la lésion d'un des pédoncules cérébraux peut-elle, à cause de ce rapport, produire une sorte particulière d'hémiplégie alterne, dans laquelle les membres du côté opposé au côté de la lésion seraient paralysés en même temps que les muscles animés par le nerf oculo-moteur du côté correspondant.

Je ne vous dis rien actuellement des mouvements de rotation en manége que produisent les lésions expérimentales de l'un des pédoncules cérébraux, parce que je crois qu'il conviendra mieux de les mentionner lors de l'étude générale que je me propose de faire des mouvements de rotation déterminés par les lésions unilatérales de l'encéphale.

Ce sont là les seuls faits certains que l'on puisse indiquer

comme données physiologiques propres aux pédoncules cérébraux. Cependant ce sont évidemment les moins importantes de celles que nous voudrions connaître. En effet, les pédoncules, ainsi que nous l'avons dit, et comme le montre l'existence d'amas considérables de substance grise, sont des foyers d'innervation centrale. Mais quelles fonctions particulières remplissent-ils comme centres? Quel rôle ont-ils à jouer dans le mécanisme de la sensibilité et du mouvement?

Nous ne savons même pas bien ce que la protubérance annulaire peut faire sans eux ; car, dans les expériences, on laisse le plus souvent, pour ne pas blesser la protubérance, une certaine partie des pédoncules cérébraux en rapport avec elle. Aussi sommes-nous obligés de réunir la physiologie de ces deux parties, tout en établissant bien que l'on obtient ainsi un résultat mixte, et que tôt ou tard il faudra arriver à démêler ce qui appartient à chacune d'elles.

Déjà pourtant, nous pouvons dire que la modification qui transforme les impressions en sensations se produit dans la protubérance, en grande partie au moins, car chez de jeunes lapins on peut enlever le cerveau proprement dit, les corps striés et les couches optiques et la plus grande partie des pédoncules cérébraux, avec les tubercules quadrijumeaux, et l'animal manifeste encore par des cris *plaintifs et répétés*, la douleur que lui cause le pincement des membres, mais surtout de la queue et des oreilles. Il y a même certainement une exaltation très-manifeste de la sensibilité. Le résultat est ici d'autant plus significatif que les amas de substance grise contenus dans les pédoncules cérébraux se trouvent surtout à une certaine distance en avant de la pro-

tubérance, et que, par conséquent, la petite partie de ces pédoncules qu'on laisse en rapport avec la protubérance est à peu près dépourvue de foyers d'activité spéciale.

Il est non moins certain, d'autre part, que lorsqu'on laisse les pédoncules cérébraux en rapport avec la protubérance, les phénomènes de mouvement que nous avons étudiés à propos de la physiologie de cette dernière partie, sont bien plus manifestes et peut-être plus complexes que lorsque ces pédoncules sont enlevés avec le cerveau proprement dit. Mais cependant il est bien difficile de distinguer en quoi consiste au juste la différence, et je ne vois pas du tout ce qui pourrait autoriser à admettre dans les pédoncules cérébraux le siége d'une sorte de motricité centrale, un *motorium commune*, comme on l'a appelé. Je ne comprends pas très-bien ce que l'on pourrait désigner sous ce nom ; et d'ailleurs, j'insiste sur ce point, aucune expérience directe n'a montré, jusqu'à présent, que les divers mouvements du corps dépendissent d'une façon toute particulière de l'activité des pédoncules cérébraux.

Je partage tous les doutes émis par M. Longet sur la manière de voir de MM. Budge, Valentin et Schiff, qui admettent que les pédoncules cérébraux auraient une influence spéciale sur l'estomac, les intestins et la vessie. Je n'ai rien vu qui pût confirmer cette manière de voir.

En un mot, nous ne savons rien de net sur les fonctions spéciales que peuvent remplir les pédoncules cérébraux, en tant que centres nerveux. De nouveaux efforts, des expériences variées, sont encore nécessaires pour arriver à quelques notions précises sur ce point de la physiologie de l'encéphale.

VINGT-CINQUIÈME LEÇON.

30 juillet 1864.

TUBERCULES QUADRIJUMEAUX.

Les tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux sont les foyers d'origine des nerfs optiques. — Ce sont les centres réflexes de certains mouvements de l'iris. — Les tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux sont-ils sensibles? — Sont-ils excito-moteurs? — De leur rôle dans la vision. — Mouvements de rotation déterminés par les lésions de ces parties de l'encéphale.

Nous avons étudié les fonctions de la protubérance annulaire et des pédoncules cérébraux, et nous avons vu que cette partie de l'encéphale peut être, à juste titre, considérée comme le lieu où se groupent, où se lient en mouvements d'ensemble les mouvements partiels, nécessaires pour la locomotion et la station ; que cette partie semble déterminer et maintenir l'attitude normale ; qu'elle est le point central de groupement des mouvements émotionnels ; enfin, que là les impressions subissent une élaboration importante, difficile à désigner, mais qui joue

certainement un grand rôle dans le mécanisme de la sensibilité. C'est là, en effet, que les impressions se transforment en sensations; mais ce sont des sensations brutes. Ces sensations peuvent donner lieu à des phénomènes de réaction très-compliqués, analogues aux phénomènes réflexes, mais d'un ordre déjà plus élevé, et que l'on peut appeler, avec M. Carpenter, phénomènes *sensitivo-moteurs*. Pour que la sensation devienne nette et précise, il faut qu'elle subisse une nouvelle élaboration, et cette élaboration a lieu dans le cerveau proprement dit, dans les lobes ou hémisphères cérébraux, organes de l'intelligence, comme l'a démontré M. Flourens.

Je ne saurais trop appeler votre attention sur les faits dont je vous ai rendus témoins dans notre dernière réunion. Vous avez vu que chez un animal privé de ses lobes cérébraux, de ses corps striés et de ses couches optiques, il y a non-seulement des actions réflexes plus ou moins étendues, plus ou moins adaptées à la défense de l'animal, mais encore de véritables manifestations de douleur. Le Lapin que vous aviez sous les yeux, et qui était privé des parties de l'encéphale que je viens d'indiquer, poussait des cris plaintifs, répétés. Le Rat opéré de la même façon tressaillait encore lorsqu'on faisait avec la bouche certains bruits qui, dans l'état normal, produisent facilement cet effet. Les réactions de la douleur et de l'émotion persistent donc dans ces conditions; il ne manque que l'élaboration intellectuelle des sensations. Tout ce que nous voyons de la physiologie des diverses parties de l'encéphale, autres que les hémisphères cérébraux, tend à restreindre le rôle de ces hémisphères, et en même temps à relever ce rôle et à montrer sa véritable dignité. Lorsqu'on dépouille le cer-

veau proprement dit des attributs que l'on trouve chez la généralité des animaux, pour lui laisser uniquement les fonctions qui ne s'observent d'une façon nette que chez les animaux supérieurs, on est assurément dans la bonne voie, car c'est ainsi seulement que l'on peut arriver à s'expliquer la progression de son développement, au fur et à mesure qu'on monte les degrés de l'échelle animale.

La protubérance annulaire et les pédoncules cérébraux ne sont pas d'ailleurs les seules parties de l'encéphale dans lesquelles on puisse étudier des sensations sans intervention du cerveau proprement dit, et des réactions sensitivo-motrices ; nous allons, en effet, voir un exemple remarquable de ces phénomènes dans la physiologie des tubercules quadrijumeaux.

Les tubercules quadrijumeaux sont ces renflements arrondis, tantôt à peu près hémisphériques, tantôt allongés transversalement ou dans le sens antéro-postérieur, qui sont situés, chez les Mammifères, sur les pédoncules cérébraux, et au-dessus de l'aqueduc de Sylvius. Je laisserai de côté leur description anatomique: je dois pourtant vous dire que les tubercules antérieurs sont d'ordinaire beaucoup plus volumineux que les postérieurs, et qu'ils offrent, chez les Mammifères de plusieurs ordres, une écorce de substance grise, tandis que les tubercules postérieurs sont blancs à leur surface. J'ajoute que les tubercules d'un côté sont unis à ceux de l'autre côté par de nombreuses fibres commissurales.

Chez les Oiseaux, les Reptiles, les Batraciens et les Poissons, les tubercules offrent des caractères très-différents de ceux qu'ils présentent chez les Mammifères. Ils se confondent, dans les quatre dernières classes des Vertébrés, en

deux masses arrondies, creusées de cavités plus ou moins spacieuses ; ces renflements sont placés sur les côtés des pédoncules et deviennent les *tubercules bijumeaux* ou *lobes optiques*. Chez les Oiseaux, ils sont, du moins lorsque le développement fœtal est déjà avancé, rejetés sur les parties latérales de l'encéphale, et séparés l'un de l'autre par un intervalle au niveau duquel ils sont reliés par une large commissure. Chez les Reptiles, les Batraciens et les Poissons, ils sont accolés l'un à l'autre sur la ligne médiane, derrière les lobes cérébraux proprement dits, et sont reliés l'un à l'autre par des fibres commissurales. Dans la classe des Poissons, ils prennent un développement relatif si considérable, que plusieurs anatomistes n'ont pu se résoudre à y reconnaître les représentants des tubercules bijumeaux : il n'est pas rare, en effet, de voir, chez les Poissons, les lobes optiques offrir un volume plus grand que celui des hémisphères cérébraux.

J'aborde immédiatement l'étude physiologique des tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux. C'est à ces renflements que se rendent les nerfs optiques ; ils en sont les noyaux d'origine comme on le dit ordinairement, ou les noyaux de terminaison, comme on devrait le dire ; c'est là par conséquent que se trouve un des foyers de réception des impressions visuelles.

Chez tous les Vertébrés, les nerfs optiques ont les tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux pour noyaux d'origine ou de terminaison. Chez les Mammifères, le fait est aussi évident que dans les autres classes. Si l'on suit ces nerfs, à partir des orbites vers le cerveau, on les voit s'entrecroiser à la base de l'encéphale, un peu en avant de la protubérance, et former ainsi ce qu'on appelle le *chiasma* des nerfs

optiques. Au delà de cet entrecroisement, ils perdent leur forme cylindrique, s'aplatissent un peu et prennent le nom de bandelettes optiques. Ces bandelettes s'élargissent en s'amincissant au niveau des *corps genouillés externes*, et elles viennent se terminer en s'épanouissant dans la couche superficielle des tubercules quadrijumeaux antérieurs. Chez l'Homme et chez les Singes, leur continuité est moins facile à suivre jusque-là. Il semble que, chez eux, les fibres des bandelettes optiques cessent d'être superficielles au niveau des corps genouillés, et il est très-probable qu'elles se dissocient et s'éparpillent pour ainsi dire, au milieu de ces corps, tout en continuant leur route jusqu'aux tubercules quadrijumeaux antérieurs.

Il est impossible d'admettre, avec plusieurs auteurs, que chez les Mammifères, les nerfs optiques naissent réellement, soit des couches optiques, soit des hémisphères cérébraux. « On donne, dit M. Gratiolet, aux racines des » nerfs optiques deux sources principales : les unes proviennent des tubercules antérieurs, les autres de l'écorce » blanche des couches optiques. Cette deuxième racine est, » dans les Mammifères, la plus importante, et peut être » considérée comme un prolongement direct des bandelettes optiques.

» On la voit très-nettement s'enrouler autour du noyau » de la couche optique et se prolonger dans ce sens jusqu'à » l'extrémité antérieure de la ligne qui sépare la couche » optique du corps strié en suivant le bord du *centrum* » *semi-circulare* de Vieussens. Jusqu'ici les faits étaient » connus; mais on n'a point parlé des rayons fibreux dont » cette bande enroulée est le point de départ... Ces rayons » se détachent successivement du bord externe de la ban-

» delette enroulée, à partir du corps genouillé externe...
» Les fibres de ces rayons s'épanouissent, leurs pinceaux se
» dilatent et rayonnent en un large éventail qui s'étale en
» dehors de la corne postérieure du ventricule latéral, et
» vient s'unir par son limbe aux couches corticales de l'hé-
» misphère dans toute la longueur de son bord supérieur,
» depuis l'extrémité supérieure du lobe occipital jusqu'au
» sommet du lobe pariétal. »

Voilà certes une disposition bien remarquable, et qui serait certainement, comme le dit M. Gratiolet, l'un des faits les plus intéressants que pût nous découvrir l'anatomie du cerveau,... si son existence était démontrée, ajouterai-je.

Or, je dois dire sans hésiter que je ne crois pas à cette disposition de l'origine du nerf optique. J'ai cherché, à bien des reprises, et avec la plus grande attention, à suivre les fibres originelles du nerf optique chez les Mammifères, chez le Chien, le Chat, le Mouton, où M. Gratiolet a retrouvé les fibres rayonnées de la bandelette optique, très-réduites il est vrai, et chez plusieurs Rongeurs, le Lapin entre autres; mais jamais je n'ai rien vu de semblable. J'ai toujours vu les bandelettes optiques s'accoler aux couches optiques, sans contracter la moindre relation directe avec elles, puis s'élargir, s'épanouir pour se perdre dans la substance grise des tubercules quadrijumeaux, des antérieurs à peu près exclusivement. Nous allons voir tout à l'heure l'expérimentation confirmer ces résultats anatomiques.

D'ailleurs, l'anatomie comparée n'a jamais parlé avec plus de force qu'ici. Chez les Oiseaux, quand le cerveau est bien frais, on voit, avec la plus grande netteté, les nerfs optiques s'épanouir sur la surface des lobes bijumeaux, et y former des radiations blanches que je vous

montre en ce moment. On voit la même disposition avec la même clarté chez les Reptiles, et surtout chez les Poissons. Chez ces derniers, plus encore que dans les autres classes, il est de toute évidence que toutes les fibres des nerfs optiques vont aux tubercules optiques, et qu'aucune d'elles ne se rend aux lobes cérébraux.

Ainsi, dans toute la série des Vertébrés, les nerfs optiques me paraissent tirer entièrement leur origine des tubercules optiques et n'avoir aucune relation directe avec les autres parties de l'encéphale, soit avec les hémisphères cérébraux, soit avec les corps striés ou les couches optiques, chez les animaux qui possèdent ces renflements encéphaliques.

La difficulté ne pouvait exister qu'en ce qui concerne les Singes supérieurs et l'Homme. Devons-nous donc admettre, avec quelques auteurs, que les nerfs optiques chez les Primates naissent des couches optiques et des hémisphères cérébraux ? Pourquoi cette exception à une règle générale ? Je crains bien que l'on n'ait cédé ici à cette tendance si funeste dans les sciences, tendance qui entraîne certains esprits à trouver toujours leurs conceptions réalisées. On a cru que, chez l'Homme, il devait y avoir, entre le cerveau proprement dit et les nerfs optiques, des relations plus étroites que chez les Mammifères moins intelligents, et dès lors, la texture très-compliquée des parties y aidant, on a constaté l'existence de ces relations. A priori, on doit, semble-t-il, être peu porté à admettre de semblables exceptions. Lorsque, chez tous les animaux, je vois les nerfs optiques naître des tubercules optiques (bijumeaux ou quadrijumeaux), sans qu'il soit possible d'apercevoir une connexion réelle tant soit peu marquée avec le cerveau proprement dit, ou même avec les couches optiques, je me

refuse à croire qu'il puisse en être autrement chez l'Homme et chez les Singes. La raison théorique qu'on allègue a-t-elle d'ailleurs une valeur sérieuse? Quelle nécessité y a-t-il à ce que, chez l'Homme lui-même, les relations entre les hémisphères cérébraux et les nerfs optiques soient plus directes que chez le Chien ou le Chat? J'avoue que je ne comprends pas ce qui autorise à invoquer cette nécessité.

Du reste, en définitive, il s'agit là d'une question de faits. On dit que l'on a suivi les nerfs optiques, chez l'Homme, dans les couches optiques et jusque dans les hémisphères cérébraux. Eh bien! j'ai fait aussi de nombreuses dissections dans le but de déterminer l'origine de ces nerfs chez l'Homme. Je n'ai jamais vu nettement un seul faisceau des fibres formant les bandelettes optiques se rendre dans les couches optiques elles-mêmes. Il y a bien des fibres qui semblent partir du bord antérieur de chaque bandelette optique, perpendiculairement à la direction de cette bandelette; mais en y regardant attentivement, j'ai toujours constaté que ces fibres ne naissent pas de cette bandelette même, mais n'ont avec ses éléments que des relations de contiguïté. Il est vrai que je n'ai pas été plus heureux que les anatomistes qui se sont livrés à la même recherche, lorsque j'ai cherché à voir si les fibres de ces bandelettes se prolongent jusqu'aux tubercules quadrijumeaux, comme chez les Mammifères. Je les ai toujours perdues de vue dans le corps genouillé externe. Il me paraît probable qu'elles vont en définitive dans ces tubercules, mais il y a quelque chose de particulier dans la portion de leur trajet qui s'étend des corps genouillés aux tubercules; elles se dissocient probablement, entrent peut-être

en rapport avec des groupes de cellules qui peuvent avoir une certaine influence sur leur nutrition : toujours est-il qu'on ne les retrouve plus au delà des corps genouillés, comme je le disais, et que les lésions atrophiques des bandelettes optiques peuvent exister, être très-complètes et anciennes, sans qu'il y ait une atrophie correspondante des tubercules quadrijumeaux correspondants (1). Certainement ces cas sont bien plus fréquents que ceux dans lesquels on observe l'atrophie de ces tubercules, en même temps que l'atrophie des bandelettes optiques. Je dois même vous dire que parmi le grand nombre de faits d'atrophie des nerfs et bandelettes optiques que j'ai eu l'occasion d'étudier à la Salpêtrière, je n'ai jamais vu une seule fois les tubercules du côté lésé participer à cette atrophie. Si les faits contraires sont relativement rares chez l'Homme, bien qu'en somme on en ait vu un bon nombre, ils constituent la règle générale et constante chez les Mammifères. Nous avons eu l'occasion plusieurs fois de vérifier ce qui a été déjà constaté chez ces animaux, à la suite de l'abolition expérimentale de la vue d'un côté : on trouve toujours, plusieurs mois après l'opération, surtout si l'animal était jeune au moment où il a perdu la vue d'un côté, le nerf optique plus ou moins atrophié, et la bandelette optique et le tubercule antérieur du côté opposé également atrophiés.

(1) Parmi les cas d'atrophie morbide des nerfs optiques dont on a publié la relation, il en est (j'en ai observé de semblables) qui ont offert une particularité bien remarquable, et très-difficile à expliquer dans l'état actuel de nos connaissances sur le mode de propagation de l'atrophie des nerfs. Dans ces cas, en effet, l'atrophie d'un des nerfs optiques s'étendait du globe oculaire jusqu'au chiasma, mais ne le dépassait pas, et les bandelettes optiques présentaient leur aspect normal.

Puisque les nerfs optiques ne peuvent pas être suivis, chez l'Homme, au delà des corps genouillés, on pourrait se demander s'ils ne se rendent pas, après s'être plus ou moins modifiés, aux couches optiques. Il est clair que, sur le terrain anatomique, il n'y aurait aucune bonne raison, directe du moins, à opposer à cette supposition. S'il s'agissait des Mammifères ordinaires, les résultats des expériences seraient là pour protester. Mais, chez l'Homme, à quel ordre de faits nous adresser? Nous n'en avons qu'un seul à notre disposition, mais cet ordre de faits est de nature à nous fournir les renseignements les plus catégoriques. Ce sont les faits d'anatomie pathologique. Je vous l'ai dit déjà, pour la physiologie des centres nerveux, c'est là une mine des plus riches, et dans laquelle nous devons puiser le plus possible. Or, les observations anatomo-pathologiques qui peuvent jeter du jour sur le point qui nous occupe en ce moment, ne nous font pas défaut. Malheureusement, les faits de lésions profondes et étendues des couches optiques par ramollissement ou hémorrhagie sont loin d'être rares, et l'on a ainsi trop souvent l'occasion de voir quelle influence ces lésions ont sur la vue. Eh bien ! ici encore je puis parler de mon expérience personnelle, en l'appuyant d'ailleurs de celle d'un grand nombre d'observations recueillies par divers auteurs, et établir que dans la très-grande majorité des cas, la vue n'est pas troublée d'une façon appréciable. Dans les quelques cas où l'on a trouvé la vision fortement diminuée du côté opposé à la couche optique altérée, il est permis de supposer par conséquent qu'une complication quelconque aura échappé à l'observateur. Je ne parle, on le conçoit bien, que des faits de lésion isolée d'une couche optique. Quant aux lésions du cerveau proprement dit,

lorsqu'elles sont limitées, elle n'ont pas d'influence notable sur la vue. On a même constaté, comme le dit M. Longet, une intégrité complète de la vue des deux côtés dans des cas où la lésion unilatérale du cerveau était très-étendue. Il est probable toutefois que si une lésion de ce genre était extrêmement considérable, si la plus grande partie d'un hémisphère était détruite, il y aurait une modification de la vue du côté opposé, peut-être des deux yeux, à cause de l'entrecroisement du chiasma. Mais la vue peut-elle être détruite par une lésion n'atteignant que l'un ou l'autre des hémisphères, quelque étendue qu'on la suppose? Je ne crois pas que la vision puisse être ainsi abolie : quant à la modification qu'elle subirait dans ces conditions, où la perception serait incomplète alors que les sensations persisteraient, les faits pathologiques ne nous apprennent rien sur cette question.

Notre manière d'envisager l'influence des lésions de l'encéphale sur les nerfs optiques diffère beaucoup de celle de plusieurs auteurs qui ont examiné la même question. Suivant eux, il y aurait des relations assez étroites entre les lésions encéphaliques et l'atrophie des nerfs optiques. Pour le démontrer, ils citent quelques faits d'atrophie des nerfs optiques coïncidant avec des lésions anciennes, soit des hémisphères cérébraux, soit des corps striés, soit des couches optiques. Mais ces faits sont exceptionnels et me paraissent n'avoir aucune valeur. Ce qu'il faudrait établir, c'est que des lésions récentes ou anciennes de certains points de l'un des hémisphères, ou d'un corps strié, ou d'une couche optique, produisent toujours une cécité unilatérale avec atrophie d'un nerf optique ; et c'est ce que l'on ne pouvait faire, car il s'agit là d'une proposition inexacte. Si

l'on voulait se fonder sur les coïncidences seulement, voyez où l'on serait conduit. Il y a un certain nombre de faits de lésions des hémisphères coïncidant avec l'atrophie d'un nerf optique (l'atrophie ne porte pas toujours sur celui des deux nerfs qui devrait être atteint d'après les rapports des nerfs avec l'encéphale): on devrait conclure que les nerfs optiques sont en relation directe avec les hémisphères cérébraux; d'un autre côté, il y a des faits dans lesquels l'atrophie de ces nerfs coïncide avec l'atrophie des cordons postérieurs de la moelle : donc, dira-t-on, les nerfs optiques sont sous la dépendance immédiate de ces cordons. Mais, en dernier lieu, notez bien que souvent l'atrophie de l'un des nerfs optiques ou des deux nerfs se produit sans lésion, soit des hémisphères cérébraux, soit des cordons postérieurs, et, d'autre part, qu'une lésion considérable d'un hémisphère ou une atrophie complète des cordons postérieurs de la moelle peuvent exister sans qu'il y ait le moindre travail d'atrophie des nerfs optiques. Quelle conséquence tirer de ces faits contradictoires? La seule qui en découle naturellement, ce me semble, c'est que l'on a confondu des coïncidences avec des rapports de causalité ; que les faits invoqués sont loin d'avoir la signification qu'on leur a attribuée, et que, par suite, on n'est pas autorisé à s'appuyer sur eux pour établir l'existence de connexions directes entre les hémisphères, les corps striés ou les couches optiques et les nerfs optiques. Les seules lésions encéphaliques susceptibles d'exercer une influence immédiate et nécessaire sur la vision d'abord, et pouvant peut-être agir sur la nutrition des nerfs optiques, sont celles qui ont pour siége les corps genouillés externes et les tubercules quadrijumeaux. Je vous rappelle ce que

j'ai dit de l'origine du nerf facial : la seule lésion susceptible de paralyser complétement ce nerf est une lésion de son noyau d'origine ou des filets radiculaires contenus dans la protubérance. Il en est de même des nerfs optiques : ils ne peuvent guère être paralysés complétement que par une altération étendue de leurs noyaux d'origine ou par la rupture des bandelettes optiques.

Le nerf optique ne diffère donc pas, comme mode d'origine, des autres nerfs encéphaliques ou rachidiens. Il naît entièrement et exclusivement d'un îlot plus ou moins étendu de substance grise, et n'entre en relation avec les diverses parties de l'encéphale que d'une façon indirecte, par les éléments qui, partis du noyau d'origine, vont se mettre en communication, par un trajet jusqu'ici inconnu, avec ces parties encéphaliques. Tous les autres nerfs naissent d'une façon analogue, ai-je dit ; et comme exemple je prendrai encore un nerf de sensibilité spéciale, le nerf olfactif. Le bulbe olfactif, cette partie si séparée du reste de l'encéphale chez certains animaux, chez plusieurs des Reptiles, chez un grand nombre de Poissons, et qui est d'ailleurs très-distincte aussi chez certains Mammifères, et surtout chez l'Homme, le bulbe olfactif n'est autre chose que le centre d'origine (ou plutôt de terminaison) du nerf olfactif. Le processus olfactif, cette bandelette blanche et très-allongée chez l'Homme, que l'on nomme souvent, et bien à tort, le nerf olfactif, est un tractus de substance cérébrale blanche, qui établit la communication entre le cerveau proprement dit et le bulbe olfactif. Le véritable nerf olfactif est représenté par les nombreux filets qui partent du bulbe olfactif pour traverser la lame criblée de l'ethmoïde et vont ensuite se distribuer à la membrane muqueuse

pituitaire. Ici, il n'y a pas de doute possible : le nerf olfactif naît bien d'un noyau isolé de substance grise et n'a que des relations médiates avec le cerveau, au moyen du processus olfactif. C'est là, mis en évidence, le type du mode d'origine de tous les nerfs (1).

(1) Chez la plupart des Mammifères, les processus olfactifs ne sont pas, comme chez l'Homme, réduits à des bandelettes minces et tout à fait distinctes ; mais ils sont en partie enveloppés dans la substance grise de deux reliefs saillants, se dirigeant d'arrière en avant à la face inférieure de l'encéphale et constituant des sortes de lobes olfactifs. On voit sur la surface libre de ces reliefs un tractus blanc qui ne représente, semble-t-il, qu'une partie du processus olfactif, car, si l'on dissèque avec précaution la substance grise avec laquelle il est en rapport, on trouve un autre faisceau blanc qui, au lieu de se diriger obliquement d'avant en arrière de dedans en dehors comme le précédent, se dirige d'avant en arrière et de dehors en dedans, et se rapproche peu à peu, par conséquent, de la ligne médiane. Vers sa partie postérieure, à une petite distance en avant du chiasma des nerfs optiques, ce faisceau radiculaire du nerf olfactif rencontre la commissure antérieure, et il est facile de voir qu'il forme en ce point, avec le faisceau homologue du côté opposé, à la fois une commissure et un entrecroisement. Les fibres décussées se dirigent ensuite de dedans en dehors pour se perdre dans la substance grise de la partie voisine. La commissure antérieure, qui comprend d'ailleurs des fibres indépendantes, peut être cependant considérée comme formant un véritable chiasma des nerfs olfactifs. J'ai constaté cette disposition, avec des variétés de peu d'importance, chez le Chien, le Mouton et le Lapin. Chez l'Homme, la recherche est beaucoup plus difficile : toutefois, on sait que des anatomistes d'un grand mérite ont admis que les nerfs olfactifs contractent des rapports intimes avec la commissure antérieure, et il doit bien certainement y avoir quelque chose d'analogue à ce qui existe chez les autres Mammifères. En tous cas, pour le dire en passant, la disposition qui a été décrite, et par suite de laquelle, chez l'Homme, la commissure antérieure irait s'épanouir, par ses deux extrémités, dans une grande partie de l'étendue antéro-postérieure des hémisphères, cette disposition, dis-je, n'existe point en réalité.

— Nous venons de voir que les nerfs optiques naissent des tubercules quadrijumeaux. D'autre part, ces nerfs se rendent à la rétine qui peut être considérée comme constituée par des éléments analogues à ceux qui caractérisent les parties centrales du système nerveux. Chaque nerf optique se trouve donc en rapport, à ses deux extrémités, avec des amas de substance nerveuse centrale, si l'on peut appliquer cette dénomination au tissu de la rétine. Quel est, de ces deux amas, celui qui joue le rôle de centre trophique, par rapport au nerf optique correspondant ? C'est là une question qui n'est pas encore complétement résolue. Je vous rappelle que M. Waller, d'après quelques expériences, avait présumé, sous toutes réserves, que le foyer nutritif de chaque nerf optique pouvait bien être dans la rétine correspondante : on pourrait trouver un argument à l'appui de cette opinion, dans le fait expérimental que je citais précédemment, à savoir dans l'atrophie du nerf optique, de la bandelette optique et du tubercule antérieur qui correspondent à ce nerf, à la suite de la destruction d'un des yeux chez un Mammifère.

Si le centre nutritif des nerfs optiques siégeait dans les tubercules quadrijumeaux, on devrait voir, à cause de l'entrecroisement partiel des nerfs optiques chez les Mammifères, les lésions profondes d'un seul tubercule antérieur déterminer une atrophie incomplète des deux nerfs optiques. Mais nous ne connaissons pas de faits bien nets qui puissent servir à contrôler cette présomption.

S'il peut y avoir quelques doutes sur le siége du centre trophique des nerfs optiques, il n'y en a pas relativement à l'influence des tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux sur les mouvements des iris. On sait qu'Herbert Mayo,

après avoir coupé un nerf optique, excitait le bout central de ce nerf et provoquait ainsi un rétrécissement de la pupille du même côté (il y a même alors constriction des deux pupilles). M. Flourens, excitant directement un des tubercules bijumeaux ou quadrijumeaux, déterminait des mouvements dans l'iris des deux yeux. Cette expérience, répétée par tous les physiologistes, a toujours donné le même résultat. D'autre part, si l'on enlève un hémisphère cérébral, la vue semble perdue dans l'œil du côté opposé, comme l'a dit M. Flourens, — nous nous expliquerons sur ce point tout à l'heure ; — mais les mouvements réflexes de resserrement de l'iris persistent des deux côtés, parce que les tubercules quadrijumeaux n'ont pas été lésés. Enfin, si on les blesse profondément, de façon à abolir leurs fonctions, la pupille ne se rétrécit plus immédiatement sous l'influence de la lumière, comme dans l'état normal. Ces tubercules sont donc bien les centres de certains mouvements réflexes des iris.

Ainsi les tubercules quadrijumeaux prennent une part essentielle au mécanisme de la vision, et de plus, ils font partie de l'itinéraire que suivent les irritations excito-motrices, produites par l'influence de la lumière sur la rétine, et qui vont mettre en jeu les rameaux ganglionnaires des nerfs oculo-moteurs communs. Mais l'action exercée par les tubercules est-elle directe ou croisée ?

Les expériences de M. Flourens semblent indiquer que cette action est croisée. Toutes les fois qu'il blessait ou enlevait, du côté gauche, sur des Mammifères, les tubercules quadrijumeaux, ou sur des Oiseaux, le tubercule bijumeau, la vision de l'œil droit était troublée ou anéantie, *et vice versâ*. De même, la pupille du côté opposé au

côté de l'opération, ne se rcsserrait plus sous l'influence de la lumière. Ce sont là cependant des résultats quelque peu douteux, ou du moins ils ne sont pas exacts d'une façon absolue. Relativement à la vision, il est très-certain que, chez les Mammifères, les lésions des tubercules quadrijumeaux d'un côté agissent surtout sur l'œil du côté opposé ; mais n'agissent-elles pas aussi sur l'œil correspondant ? La disposition du chiasma exige que la destruction des tubercules d'un côté n'abolisse la vue ni d'un côté, ni de l'autrc, mais l'affaiblisse des deux côtés, ou plutôt produise l'hémiopie : c'est du moins ce qui doit nécessairement arriver chez l'Homme. Chez les autres Mammifères, je serais disposé à croire, avec M. Flourens, que l'entrecroisement est plus complet que chez l'Homme, car il m'a semblé aussi que la destruction des tubercules quadrijumeaux d'un côté agit beaucoup plus sur la vue de l'œil du côté opposé à la lésion, que sur la vue de l'œil correspondant ; mais comment savoir si elle n'agit pas dcs deux côtés ? On pcut dire que l'entrecroisement devient de plus en plus complet, du haut en bas de l'échclle des Vertébrés. Chez lcs Oiseaux, le résultat signalé par M. Flourens est très-évident. La vuc paraît perdue du côté opposé au tubercule bijumeau détruit ; on doit cepcndant encore faire quelques réservcs sur la question dc savoir s'il n'y a pas là seulement une simple prédominance d'action croiséc, extrêmement prononcéc d'ailleurs. Chez les Batraciens, l'action est probablement encore plus croisée que chez les Oiseaux ; et enfin chez les Poissons osseux, le croisement d'action est nécessairement complct, puisque les deux nerfs optiques passent tout à fait l'un au-dessus de l'autre, en s'entrecroisant. Quant à l'action sur les pupilles, on peut

dire presque la même chose, en ajoutant toutefois que, lorsqu'on a détruit l'un des tubercules optiques, grâce aux relations qui existent entre les deux moitiés de l'encéphale, l'influence de la lumière sur l'œil du côté de l'opération peut faire resserrer la pupille non-seulement de ce côté, mais encore du côté opposé.

Une autre question soulevée par l'étude physiologique des tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux consiste à savoir quel est le degré de sensibilité et d'excitabilité des tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux.

L'excitation légère des parties superficielles des tubercules quadrijumeaux ne détermine aucun phénomène de sensibilité, aucune convulsion. Pour obtenir des signes de douleur et des contractions musculaires, il faut, ainsi que l'ont fait voir M. Flourens et M. Longet, porter l'irritation mécanique dans les parties profondes. Mais n'attachons pas trop d'importance aux effets produits par l'irritation des parties profondes : dans cette région passent des faisceaux qui continuent les faisceaux antérieurs et postérieurs de la moelle, et dans l'expérience, on lèse probablement ces faisceaux. De là sans doute les phénomènes convulsifs consécutifs à la lésion, phénomènes que nous ne devons pas, par conséquent, attribuer à l'excitation de la substance propre des tubercules quadrijumeaux.

L'expérimentation nous amène ainsi à conclure que les tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux, en dehors de l'influence qu'ils ont sur la sensibilité visuelle et sur le mouvement des iris, ne jouent par eux-mêmes aucun rôle important dans le mécanisme de la sensibilité et de la myotilité générales.

Mais leur véritable rôle consiste dans l'action qu'ils

exercent sur le mouvement des iris, et surtout sur la vue elle-même. Les expériences de M. Flourens, expériences confirmées de toutes parts, ont établi ce fait d'une façon inébranlable. Le seul point en litige, c'est de savoir jusqu'où va leur influence sur la vue. Pour M. Flourens, lorsque le cerveau proprement dit est enlevé, toute perception est abolie, et la vue est, par suite, radicalement détruite, bien qu'il y ait encore des contractions des iris, lorsque les yeux sont exposés à la lumière. Pour d'autres physiologistes, pour M. Longet entre autres, dans ces conditions, il y a encore des perceptions, des *perceptions brutes*, et il s'appuie sur les expériences suivantes :

Sur des Mammifères et des Pigeons, les hémisphères cérébraux sont enlevés complétement, de façon à laisser entièrement intactes les couches optiques. L'animal placé dans l'obscurité contractait l'iris, clignait même des yeux quand on approchait brusquement une lumière ; « mais, chose remarquable, dit M. Longet, aussitôt que j'imprimais un mouvement circulaire à la bougie enflammée, l'animal exécutait un mouvement analogue avec sa tête. » On observe certainement des effets du genre de ceux qu'a signalés M. Longet. Voici un Pigeon qui a les lobes cérébraux parfaitement enlevés, et, lorsque j'approche brusquement le poing, il fait un léger mouvement de tête comme pour éviter le danger qui le menace. La vue n'est donc pas abolie. C'est un phénomène tout à fait analogue à celui que nous avons constaté chez le Rat privé de ses lobes cérébraux, lorsque nous déterminions un sursaut brusque, au moyen de certains bruits produits d'une façon soudaine.

Les fonctions des tubercules quadrijumeaux ne se bor-

nent assurément pas à une action sur les organes de la vision. L'anatomie comparée nous le prouve : car les tubercules postérieurs, chez les Mammifères en général, sont peu en rapport avec les nerfs optiques ; de plus, les tubercules optiques sont assez développés chez certains animaux, chez lesquels la vue est nulle ou à peu près nulle, et chez lesquels les nerfs optiques sont dans un état plus ou moins rudimentaire. Tels sont, d'après M. Longet : la Taupe, le Rat-taupe du Cap, la Musaraigne-musette, la Chrysochlore ou Taupe asiatique, le Rat zemni, etc., parmi les Mammifères ; le Protée, la Cécilie, parmi les Batraciens ; l'Aptérichthe de Duméril ou Murène aveugle, et la Myxine, parmi les Poissons.

Mais il ne faudrait pas aller trop loin dans cette voie, et tirer, comme on l'a fait, du développement considérable des tubercules optiques chez les Poissons, une objection contre l'importance du rôle attribué aux tubercules optiques dans le mécanisme de la vision, et en particulier dans celui du mouvement des iris. On se fondait sur une prétendue immobilité de ces diaphragmes chez les Poissons. Mais cet argument a perdu toute valeur depuis que M. Brown-Séquard a démontré que l'iris des Poissons est très-contractible, au moins chez un certain nombre d'espèces.

Arrêtons-nous encore un moment sur les phénomènes sensitivo-moteurs dont les tubercules quadrijumeaux et la protubérance annulaire sont le siége.

Nous venons de voir un exemple nouveau et bien remarquable de sensations sans intervention du cerveau proprement dit. A cet exemple s'attache le même intérêt qu'à

celui des sensations auditives. Il s'agit en effet, dans les deux cas, de phénomènes de sensibilité spéciale. Dans le cas présent, l'animal privé du cerveau proprement dit, mais conservant les tubercules quadrijumeaux, éprouve encore des sensations visuelles ; mais ce sont des sensations imparfaites : il n'y a plus d'élaboration intellectuelle de ces sensations. Aussi l'animal voit, mais il ne regarde pas, de même que le Rat que je vous ai montré dans notre dernière réunion, entendait, mais n'écoutait plus. Que sont ces sensations imparfaites ? Question à laquelle il est impossible de répondre d'une façon nette. Du reste, des phénomènes analogues existent déjà très-probablement dans la moelle épinière, quand ont lieu les mouvements de conservation si remarquables que nous avons observés ; ils seraient des sensations véritables, si la continuité de l'axe cérébro-spinal était complète ; mais, tels qu'ils sont, ils constituent une affection physiologique particulière de la substance grise de la moelle, affection qui détermine et dirige les mouvements de réaction. C'est cette affection physiologique particulière que Van Deen désignait sous le nom de *sentiment de réflexion*.

Dans les cas qui concernent la moelle, les affections physiologiques de cet organe, produites par les excitations périphériques, déterminent des réactions de plus en plus complexes au fur et à mesure qu'elles se produisent dans des régions plus rapprochées du bulbe rachidien. Dans le bulbe, au nombre de ces réactions se trouve le cri, mais le cri réflexe qui garde tous les caractères les plus nets d'un phénomène réflexe.

Dans la protubérance annulaire, le mécanisme est devenu bien plus complexe encore. Là se trouve, pour ainsi

dire, l'*instrument sensitif* que viennent mettre en jeu toutes les impressions, que le cerveau existe ou n'existe pas. Quand l'instrument est ainsi mis en jeu, il manifeste son activité d'une manière variable, suivant la nature et quelquefois suivant l'intensité de l'impression, de sorte que l'on observe tantôt des cris douloureux, tantôt des mouvements émotionnels, tantôt des mouvements conservateurs plus ou moins compliqués, appropriés à la fuite ou à la défense, et tantôt, enfin, ces divers phénomènes en même temps. Le tout se passe à l'insu de l'animal, car le *moi* animal, si l'on peut se permettre cette expression, siége très-évidemment dans le cerveau. C'est dans le cerveau que viennent se rendre en définitive toutes les impressions périphériques ou intérieures qui donnent à l'animal un sentiment plus ou moins vague de son individualité. C'est par son cerveau seul qu'il est instruit des modifications subies par ses nerfs sensitifs, c'est par lui qu'il en prend connaissance ; enfin, c'est du cerveau certainement qu'émanent, comme nous le verrons bientôt, toutes les véritables manifestations volontaires.

C'est dans les noyaux d'origine des nerfs rachidiens, la protubérance annulaire, les pédoncules cérébraux et les tubercules quadrijumeaux, que les sensations doivent se spécialiser ; car ce n'est pas évidemment du nerf lui-même que dépend la spécialité de la sensation, nous l'avons bien démontré ; mais c'est de la nature et de la disposition particulière des éléments du noyau d'origine de ce nerf. Ainsi, par exemple, le nerf optique ne doit pas sa fonction spéciale à une particularité de sa propre structure ; il la doit à l'arrangement et aux propriétés physiologiques de ses cellules d'origine. L'impression est transmise par le

nerf jusqu'aux tubercules quadrijumeaux, et c'est là qu'elle acquiert son caractère spécial.

En résumé, si nous envisageons une impression produite sur l'extrémité d'un nerf quelconque des membres, nous voyons que cette impression subit une première modification dans le noyau d'origine du nerf et dans la moelle; puis cette impression modifiée, et ayant produit ou non des réactions réflexes, est transportée dans l'isthme de l'encéphale, où elle subit une nouvelle modification, modification sensitive pouvant donner lieu à des réactions sensitivo-motrices; et enfin, de la protubérance la sensation inconsciente arrive dans les hémisphères cérébraux, où elle est élaborée de nouveau, et où elle peut encore être la cause occasionnelle de nouveaux phénomènes d'un ordre bien plus élevé, les phénomènes idéo-moteurs et intellectuels.

Ainsi, comme l'a si bien démontré M. Flourens, et c'est une notion d'une importance physiologique et philosophique capitale, il y a dans toute sensation complète deux phénomènes tout à fait distincts, si distincts, qu'ils ont pour siége deux parties différentes du centre nerveux. De ces deux phénomènes, l'un est la sensation proprement dite, qui a l'isthme de l'encéphale et, en particulier, la protubérance annulaire pour siége; l'autre est l'élaboration intellectuelle de la sensation, qui se fait dans le cerveau proprement dit.

Telles sont les principales considérations physiologiques relatives aux tubercules quadrijumeaux. Cependant il est bon d'ajouter que, d'après MM. Valentin et Budge, les stimulations immédiates des tubercules optiques provoqueraient des contractions de la vessie, de l'estomac et du canal intestinal. Cette influence est loin d'être prouvée, et doit

être considérée au moins comme douteuse. Je rappellerai aussi que M. Serres avait considéré les tubercules quadrijumeaux comme les organes de coordination des mouvements de locomotion : cette opinion n'a été adoptée par aucun physiologiste, car les faits sur lesquels elle s'appuie n'ont pas la signification qui leur avait été attribuée. On sait qu'aujourd'hui un grand nombre de physiologistes ont adopté l'opinion de M. Flourens qui fait du cervelet l'organe de la coordination des mouvements de locomotion.

Enfin, nous ne pouvons omettre un autre fait d'un grand intérêt. M. Flourens a montré qu'une lésion un peu profonde d'un tubercule bijumeau, chez un Oiseau, fait tourner l'animal sur lui-même, et principalement sur le côté opposé. Chez les Grenouilles, l'inverse s'observe : l'animal tourne sur lui-même du côté de la blessure. Ces phénomènes de rotation s'observent aussi chez les Mammifères ; c'est un résultat qui se produit chez tous les Vertébrés : mais il ne doit pas être toujours attribué uniquement à la lésion des tubercules optiques ; il est dû souvent à la lésion des faisceaux sous-jacents. Quant au mécanisme par lequel se produisent ces phénomènes, à la suite de blessures limitées à l'un des véritables tubercules optiques, il me paraît dépendre de la cécité unilatérale que l'on détermine ainsi. C'est là, du reste, un point sur lequel j'aurai à revenir dans ma prochaine leçon, qui sera consacrée à l'étude des mouvements de rotation, engendrés par les lésions unilatérales de diverses parties du système nerveux.

VINGT-SIXIÈME LEÇON.

2 août 1864.

MOUVEMENTS DE ROTATION.

Mouvements de rotation provoqués par la blessure d'une moitié de l'encéphale. — Théories diverses pour expliquer ces mouvements. — Résultats de la lésion des canaux semi-circulaires.

Je vous disais, à la fin de la dernière leçon, que les lésions d'un des tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux peuvent déterminer une tendance à la rotation. L'animal, dès qu'il veut se mouvoir, se met à tourner sur lui-même, et quelquefois même, du moins dans les premiers moments qui suivent l'opération, il semble être entraîné à tourner d'une façon presque irrésistible. Le sens du mouvement de rotation peut varier, suivant que la lésion est plus ou moins profonde. Or, les tubercules optiques sont loin d'être les seules parties dont les lésions provoquent cette tendance à la rotation, et ce phénomène est assez intéressant pour mériter d'être étudié avec quelques détails.

Voici l'énumération des diverses parties dont la lésion unilatérale, d'après les expériences de divers auteurs, peut déterminer des mouvements de rotation :

1° Hémisphères cérébraux ;
2° Corps striés ;
3° Couches optiques (Flourens, Longet, Schiff) ;
4° Pédoncules cérébraux (Longet) ;
5° Pont de Varole ;
6° Tubercules quadrijumeaux ou bijumeaux (Flourens) ;
7° Pédoncules du cervelet, surtout le moyen, et parties latérales du cervelet (Magendie) ;
8° Corps olivaires, corps restiformes (Magendie) ;
9° Partie externe des pyramides antérieures (Magendie) ;
10° Partie du bulbe d'où naît le nerf facial (Brown-Séquard) ;
11° Nerfs optiques ;
12° Canaux semi-circulaires (Flourens) ; nerf auditif (Brown-Séquard).

Vous voyez déjà combien sont nombreuses ces parties : on peut dire même, d'après cette énumération, que toutes les parties de l'encéphale peuvent être le point de départ d'une tendance involontaire à la rotation. Il faut y joindre encore la portion supérieure de la région cervicale de la moelle épinière, région dont les blessures peuvent aussi déterminer des mouvements plus ou moins accusés de rotation, peut-être par le retentissement secondaire qu'elles ont sur l'isthme encéphalique. Ce sont, en tout cas, les lésions de l'isthme qui provoquent le plus sûrement ces mouvements anormaux.

Ces phénomènes furent observés pour la première fois

par Pourfour du Petit sur des Chiens. Un des pédoncules cérébelleux moyens ayant été incisé jusque dans le milieu de sa racine, il vit chacun des animaux soumis à l'expérience « tourner comme une boule » autour de son axe longitudinal. C'est la rotation que nous désignons maintenant sous le nom de *roulement*.

C'est la blessure des parties latérales du pont de Varole, surtout lorsque, faite très en dehors de la région médiane, elle atteint l'un des pédoncules cérébelleux moyens, lesquels sont la continuation des fibres transversales du pont, c'est cette blessure, dis-je, qui détermine les mouvements les plus énergiques et les plus rapides de roulement. Les lésions de l'un des pédoncules cérébelleux dans l'intérieur du cervelet lui-même, produisent un effet tout semblable.

Je fais l'expérience sous vos yeux. Sur ce Lapin, je pratique une lésion du pédoncule moyen du cervelet du côté droit. Vous voyez le résultat : l'animal mis sur la table se met à tourner autour de son axe longitudinal, comme un rouleau, avec une rapidité extrême. La rotation a lieu de gauche à droite.

Je répète la même expérience sur un Rat. L'effet est le même.

Sur cette Grenouille je pique la partie latérale de l'isthme encéphalique. Le mouvement ne se fait pas avec la même rapidité que chez les Mammifères ; mais vous voyez cependant que cette Grenouille tourne encore du ventre sur le dos, du dos sur le ventre et ainsi de suite. Il y a du reste, en même temps, chez elle, tendance au mouvement de rotation autour du train postérieur. Chez les Mammifères, on observe souvent aussi l'existence simultanée d'une double tendance à tourner, d'une part autour de l'axe longitudi-

nal, d'autre part, autour du train postérieur, et, ce qu'il faut bien savoir, c'est que ces rotations se font en sens inverse; c'est-à-dire que l'animal qui roule de droite à gauche par exemple, tournera autour de son train postérieur formant axe, de gauche à droite.

Chez les Poissons, on peut également, comme je vous le montrerai, déterminer, de la même façon, un mouvement de rotation autour de l'axe longitudinal du corps.

Quand la lésion porte sur d'autres parties de l'encéphale, ce n'est plus le *roulement* qu'on observe d'ordinaire. Ainsi, quand on blesse les parties antérieures de l'encéphale d'un côté, le mouvement de rotation qu'on observe est une sorte de *mouvement de manége :* c'est ce qui arrive, par exemple, après une blessure d'un des hémisphères cérébraux. A mesure qu'on se rapproche de la protubérance annulaire, le phénomène se modifie. Au lieu du mouvement de manége, on observe une rotation en *rayon de roue*, soit que l'animal tourne autour de son train postérieur qui forme l'axe, soit que le corps entier de l'animal, formant une partie du rayon de roue, tourne autour d'un axe fictif, situé en arrière sur le prolongement du rayon. Quand les lésions atteignent la protubérance ou les parties qui la représentent, c'est alors le roulement qui se produit.

Le roulement a lieu dans un sens presque toujours le même : il se fait ordinairement, de même que chez le Lapin et le Rat que nous avons opérés tout à l'heure, du côté sain vers le côté opéré, de droite à gauche, si la lésion est à gauche. Le sens des mouvements de rotation en manége a lieu le plus souvent du côté opéré vers le côté sain, c'est-à-dire de gauche à droite, si la lésion est à gauche. Toutefois il n'est pas rare de voir le mouvement se faire dans le

sens inverse. Ces variations des effets produits expliquent la différence des indications données par les auteurs, pour les résultats des lésions d'une même partie. Ainsi M. Lafargue et M. Longet ayant blessé une des couches optiques, ou l'un des pédoncules cérébraux sur des Lapins, ont déterminé un mouvement de rotation constamment dirigé vers le côté opposé à la lésion. M. Flourens, après avoir retranché sur une Grenouille la couche optique droite, a vu l'animal tourner longtemps et irrésistiblement sur le côté droit. Quand la couche optique gauche a été retranchée, la Grenouille a tourné sur le côté gauche. M. Schiff, de son côté, admet que le sens du mouvement de manége varie suivant la portion de la couche optique que l'on a détruite. D'après ses expériences sur des Vertébrés supérieurs (Lapins), il conclut que la destruction des trois quarts antérieurs de la couche optique détermine des mouvements de manége vers le côté lésé, tandis que la destruction du quart postérieur produit le mouvement vers le côté opposé à celui de la lésion. Les résultats obtenus par M. Schiff donneraient, comme vous le voyez, l'explication des dissidences qui existent entre les auteurs, relativement aux effets des lésions des couches optiques, et il est probable que, pour les autres parties, c'est à une raison semblable qu'il faut rapporter le désaccord du même genre qu'on pourrait signaler entre les expérimentateurs (1).

(1) C'est en effet de la même façon que M. Schiff a expliqué comment M. Longet avait vu les animaux rouler du côté lésé vers le côté sain, après la blessure d'un pédoncule cérébelleux moyen, tandis que Magendie avait observé constamment que la rotation avait lieu du même côté que la section du pédoncule. M. Longet, depuis lors, a émis l'opinion que cette différence tenait à ce que le pédoncule moyen contient en arrière surtout des fibres non entrecroisées, et, en avant, des fibres entrecroisées.

En même temps que le mouvement de rotation, on peut remarquer aussi presque toujours une déviation des yeux, signalée par Magendie, et bien digne d'attention. Après la section d'un pédoncule cérébelleux moyen, par exemple, on voit l'œil du côté blessé se porter en bas et en dedans, tandis que celui du côté opposé se porte en haut et en dehors. Cette déviation de l'axe visuel de chaque œil donne à la physionomie une expression étrange ; et elle a lieu de telle sorte qu'elle peut indiquer le sens de la tendance à la rotation. Ainsi, quand l'œil gauche est dévié en haut et en dehors, et l'œil droit en bas et en dedans, le mouvement de rotation se fera de gauche à droite ; ce sera un mouvement de roulement. Si les yeux sont déviés ensemble soit vers la droite, soit vers la gauche, il y aura rotation en manége ou autour du train postérieur, soit de gauche à droite, soit de droite à gauche. Outre la déviation des yeux, il y a assez souvent aussi un nystagmus plus ou moins marqué.

On observe des phénomènes du même genre dans la pathologie humaine ; ces phénomènes de strabisme ont déjà été signalés d'une façon très-nette par M. Gubler dans son mémoire sur les *paralysies alternes en général* (*Gazette hebdomadaire de médecine et de chirurgie*, 1858, p. 837). Dans les cas de lésion cérébrale unilatérale, que la lésion siége dans les hémisphères cérébraux, les corps striés, les couches optiques, le cervelet ou les diverses parties de l'isthme cérébral, que ce soit une hémorrhagie ou un ramollissement, il y a souvent, immédiatement après l'attaque, déviation des deux yeux, en même temps que se produit l'hémiplégie. La déviation des yeux qui se manifeste alors, est en général un phénomène passager qui peut ne durer que quelques instants ou quel-

ques heures, mais qui persiste quelquefois pendant plusieurs jours. Les yeux sont déviés d'ordinaire dans le sens opposé à l'hémiplégie, c'est-à-dire que si les membres du côté droit sont paralysés, les deux yeux sont dirigés à gauche. Si le malade a repris connaissance, et s'il cherche à tourner ses yeux vers le côté droit, ou bien il ne réussit pas à les mouvoir, ou bien, ce qui est plus fréquent, il peut les déplacer de gauche à droite jusqu'au milieu de l'ouverture palpébrale, mais sans réussir à leur faire dépasser ce point. Ce phénomène dépend-il d'une paralysie des muscles destinés au mouvement conjugué des yeux de gauche à droite? Est-ce une contraction spasmodique des muscles destinés au mouvement inverse, contraction dont les muscles antagonistes ne peuvent pas triompher? Je penche très-fortement vers cette dernière interprétation, qui s'accorde assez bien avec ce qu'on observe chez les animaux. L'analogie des phénomènes va même plus loin : souvent la tête du malade a subi un mouvement plus ou moins marqué de rotation autour de l'axe du cou, mouvement par suite duquel la face se dirige vers l'épaule du côté non paralysé ; et, dans ce cas, on peut remarquer assez communément que la déviation des yeux, nulle ou très-peu accusée lorsque la tête est ainsi tournée, ne se produit ou ne devient très-prononcée que lorsqu'on redresse la tête du malade, ce qui exige quelquefois un assez grand effort. C'est du reste complétement ce qui s'observe chez les animaux chez lesquels existent, par suite d'une lésion encéphalique, une tendance aux mouvements de rotation et une flexion ou une torsion de la tête sur le cou. Cette particularité de la déviation des yeux, qui peut être nulle lorsque la tête est tournée, et très-marquée, lorsque la tête est re-

dressée, me paraît être une preuve péremptoire qu'il en s'agit pas là d'une déviation par suite d'une paralysie des muscles destinés à mouvoir les yeux dans un certain sens, car la déviation existerait alors d'une façon constante, dans quelque sens qu'on fît tourner la tête du malade ou de l'animal mis en expérience.

Lorsqu'on observe les phénomènes dont je parle, chez l'Homme, il est impossible de ne pas voir, dans cette rotation de la tête et dans la déviation des yeux, l'indice d'une tendance à un mouvement de rotation en manége, ou peut-être même une sorte d'ébanche d'un mouvement gyratoire autour de l'axe longitudinal du corps.

Dans certains cas de névrose convulsive on constate parfois chez l'Homme des phénomènes de rotation irrésistible plus ou moins impétueuse; évidemment, dans ces cas, il se produit dans l'une des moitiés de l'isthme encéphalique, lors de chaque accès, une modification passagère, que l'on doit comparer à celle qui est déterminée par les altérations expérimentales ou morbides dont nous venons de parler.

L'Homme présente donc aussi des mouvements de rotation offrant, au moins dans les cas de lésions encéphaliques, les mêmes caractères que chez les autres Vertébrés. Ces phénomènes s'observent même également chez les animaux invertébrés, comme nous le verrons plus tard. MM. Yersin et Faivre les ont étudiés chez les Insectes; nous les avons constatés chez les Crustacés.

Rien n'est donc plus constant que ces faits; rien n'est plus facile à observer; mais aussi rien n'est plus difficile à expliquer. J'ai eu l'occasion, dans un mémoire spécial, de discuter toutes les théories qui ont été présentées à ce sujet, et de montrer qu'aucune n'est entièrement valable.

Ce n'est pas parce que les lésions produisent une hémiplégie que la rotation a lieu. Suivant cette hypothèse, émise par M. Serres, et développée par M. Lafargue, les membres du côté gauche, par exemple, étant paralysés, les membres du côté droit entraîneraient le corps. Cette théorie ingénieuse n'explique que bien difficilement le mouvement de rotation des animaux autour de leur train postérieur, ou, pour mieux dire, elle ne l'explique pas ; et, assurément, elle ne saurait rendre compte de la rotation autour de l'axe du corps, pas plus que du mouvement de manége. Et d'ailleurs, elle pèche entièrement par la base. Elle suppose une hémiplégie qui n'existe pas en réalité. Voyez ces animaux qui exécutent ces mouvements de rotation ; vous ne pouvez constater chez eux rien qui ressemble à une vraie paralysie des membres d'un côté. C'est là un fait général qui résulte des expérimentations pratiquées sur l'encéphale des Vertébrés; on ne détermine chez eux qu'avec la plus grande difficulté des hémiplégies, et toujours très-incomplètes, quels que soient le siége et l'étendue de la lésion.

M. Schiff a émis une opinion qui peut être considérée comme une modification de cette hypothèse. Pour ce qui concerne les mouvements de manége, il croit à la paralysie, non pas des membres d'un côté, mais de certains groupes musculaires appartenant, les uns, à un des membres antérieurs, les autres, à l'autre membre antérieur. Les deux membres antérieurs, lorsque l'animal marche, seraient entraînés à dévier dans un sens constant, les muscles adducteurs d'un côté, et les muscles abducteurs de l'autre côté étant simultanément paralysés dans ces membres, tandis que les membres postérieurs conservant toute la liberté de

leurs mouvements suivraient la direction voulue par l'animal. A chaque pas, le train antérieur se porterait donc dans un sens toujours le même, à droite par exemple, pendant que les membres postérieurs se dirigeraient en avant; la résultante serait nécessairement un déplacement oblique, lequel, se répétant à chaque pas nouveau, constituerait un mouvement de manége, contournant une circonférence plus ou moins étendue, suivant le degré de l'obliquité de chaque propulsion. Cette théorie ne saurait être acceptée. Elle n'est évidemment applicable qu'aux animaux dont la locomotion s'effectue à l'aide de membres, et, à moins d'une modification considérable, elle ne peut point rendre compte de la rotation en manége qui s'observe chez certains animaux dont la locomotion s'exécute au moyen d'une rame caudale, comme les têtards de Grenouille et les Poissons, par exemple. On ne peut même pas l'adopter pour expliquer la rotation en manége qui se manifeste chez les Grenouilles, à la suite de lésions unilatérales de l'isthme encéphalique, car ces animaux, sur terre et dans l'eau, se meuvent surtout, souvent exclusivement, à l'aide des membres postérieurs; et ces membres, en réalité, ne présentent pas le moindre indice d'une paralysie quelconque, si limitée qu'on veuille la supposer. Or, comme j'ai eu occasion de le dire dans le mémoire que je rappelais tout à l'heure, une explication qui ne s'appliquerait qu'à une seule classe d'animaux, alors que le phénomène à expliquer se manifeste dans d'autres classes, paraît déjà, à priori, peu acceptable. Mais ce qui vaut mieux qu'un argument de ce genre, c'est une réfutation directe : eh bien! si vous examinez avec attention un Mammifère offrant, au degré le plus fort, la tendance à la rotation en manége, vous ne ver-

rez rien qui puisse servir d'appui à la théorie de M. Schiff ; et lorsque, la circonférence se raccourcissant de plus en plus, l'animal tourne autour de son train postérieur, on peut constater très-facilement que tous les membres concourent au mouvement de rotation ; chacun d'eux fait des efforts pour effectuer cette rotation, comme s'il s'agissait d'une tâche à accomplir.

Le mouvement de roulement serait dû, d'après M. Schiff, à une paralysie unilatérale des muscles rotateurs de la colonne vertébrale. Il en résulterait une torsion en sens inverse de la tête, du cou et du thorax sur la partie postérieure de la colonne vertébrale, et cette torsion entraînerait forcément le reste du corps dans le même sens, lorsque l'animal veut se mouvoir. On peut faire aussi, à cette explication, des objections qui la rendent inadmissible. En effet, cette torsion de la tête et de la partie antérieure du corps sur la partie postérieure, qui est si prononcée, dans certains cas, chez les Mammifères, est nulle ou à peu près nulle chez les Têtards et chez les Poissons ; et cependant on peut provoquer, chez ces animaux, des mouvements très-rapides de rotation autour de l'axe longitudinal du corps. Chez les Grenouilles, cette torsion est également très-peu marquée d'ordinaire, lors même que la rotation autour de l'axe a lieu avec vivacité.

D'ailleurs, les explications proposées par M. Schiff, tant pour le mouvement de manége que pour le roulement, me paraissent suffisamment réfutées par une considération qu'a fait valoir M. Brown-Séquard, à savoir, que ces mouvements anormaux se montrent sous l'influence de simples piqûres de diverses parties du système nerveux, ou de lésions tout aussi peu étendues, telles que celle qui est pro-

duite par l'arrachement des racines du nerf facial : or, il paraît impossible que de pareilles lésions puissent produire des paralysies aussi étendues et aussi persistantes que celles qui seraient nécessaires pour que ces explications eussent de la valeur.

Au contraire, les expériences sur la moelle épinière, celles surtout de M. Brown-Séquard, ont fait voir qu'une simple piqûre de cette partie des centres nerveux peut y déterminer un état d'irritation qui persiste très-longtemps et qui est traduit par une hyperesthésie de longue durée dans les parties qui reçoivent leurs nerfs de la portion de la moelle située en arrière de la région lésée. On ne force donc pas la vraisemblance, en admettant que des lésions du même genre, de même que des lésions plus étendues, pratiquées dans certains points de l'isthme de l'encéphale, y engendrent un état durable d'irritation, d'où naîtra, soit directement, soit plutôt par action réflexe, une contraction tonique spasmodique de certains groupes musculaires. M. Brown-Séquard se trouve ainsi conduit à une théorie inverse de celle de M. Schiff. Mais cette théorie n'est pas beaucoup plus solide, à mon avis. On peut redresser la tête d'un animal qui offre des mouvements impétueux de roulement, la tourner même et la maintenir tournée en sens inverse de sa torsion primitive, et la rotation de l'animal n'en a pas moins lieu. On peut couper tous les muscles qui concourent à cette torsion de la tête, sans abolir non plus le mouvement de roulement. On comprend que cette réfutation directe s'applique tout aussi bien à la théorie de M. Schiff qu'à celle de M. Brown-Séquard. Du reste, aucune de ces théories ne paraît tenir suffisamment compte de ce qui, je crois, domine dans ces phénomènes, c'est-à-dire, de

la tendance engendrée dans les centres encéphaliques par la lésion, tendance qui contraint pour ainsi dire l'animal à tourner. Le mouvement de rotation a lieu, non pas parce que, par suite de paralysies ou d'excitations unilatérales de certains groupes musculaires, l'action d'autres groupes devient prédominante, mais parce que du centre nerveux partent des impulsions au mouvement gyratoire. Il y a une sorte de tendance vertigineuse qui entraîne l'animal.

Remarquez bien que je vous parle uniquement d'une tendance d'origine encéphalique ; car je n'admets point la théorie qui voudrait rattacher les mouvements de rotation, déterminés par les lésions de l'isthme cérébral, à un vertige causé par un trouble des fonctions des organes des sens, des yeux en particulier. Cette théorie est celle qui avait été émise, il y a longtemps déjà, par M. Henle, et qui a été reproduite récemment par MM. Gratiolet et Leven. Je vous ai montré la déviation des yeux, signalée par Magendie, au nombre des phénomènes produits par une lésion des pédoncules moyens du cervelet. Or, des phénomènes analogues de déviation des globes oculaires se manifestent souvent quand se produisent les mouvements de rotation, quelle que soit la lésion qui ait provoqué ces mouvements. Eh bien ! ce serait le vertige déterminé par la déviation des yeux qui déterminerait les mouvements de rotation. « Les yeux, disent MM. Gratiolet et Leven, se dirigent automatiquement vers le côté lésé, la tête suit les yeux, et le corps suit à son tour la tête, en vertu de cette influence générale que les yeux exercent sur les mouvements du corps. » Il est bien facile de réfuter cette explication. M. Brown-Séquard a fait remarquer, à propos de la théorie de M. Henle, qu'il peut y avoir des phénomènes de rotation

sans déviation des yeux, et, réciproquement, que l'on peut voir se produire des déviations des yeux qui ne sont pas suivies de mouvements de rotation en manége ou de roulement. Nous avons eu occasion de confirmer cette remarque ; de plus, chez des Grenouilles et des Mammifères, nous avons vu les mouvements de rotation persister après l'ablation des yeux. Donc, le vertige visuel n'est pas la cause de ces mouvements de rotation.

La théorie qui, en somme, me paraît se rapprocher le plus de la vérité, et qui, en même temps, est la première en date, est celle de Magendie et de M. Flourens. Pour Magendie, dans chacun des pédoncules moyens du cervelet se trouverait une force qui tend à faire tourner l'animal dans un sens. Dans l'état normal ces deux forces se contre-balancent ; mais lorsqu'on vient à couper un des pédoncules moyens, la force qui siége dans ce pédoncule cesse d'agir, et la force qui réside dans l'autre pédoncule, n'ayant plus de contre-poids, contraint l'animal à tourner sans cesse dans un sens déterminé.

L'opinion de M. Flourens diffère surtout de celle de Magendie, en ce que, au lieu de forces excitatrices, ce sont des forces modératrices dont il admet l'existence dans les pédoncules moyens du cervelet : mais, en définitive, pour ces deux physiologistes, c'est à l'abolition de l'action d'un des pédoncules qu'est due la production des mouvements de rotation, dans les cas où l'on coupe ce pédoncule.

Des objections ont été faites à cette théorie. M. Brown-Séquard a objecté qu'une simple piqûre peut produire le roulement, et que, par conséquent, comme il ne peut être question dans un cas semblable de l'abolition des fonctions de la partie piquée, l'explication est tout à fait insuffisante.

Il est vrai qu'il suffirait d'admettre une excitation du pédoncule au lieu d'une paralysie pour que cet argument perdît toute sa valeur. Et c'est bien probablement une excitation plutôt qu'une paralysie qui est produite dans ces cas. M. Schiff a fait valoir une autre objection. Si la théorie en question était exacte, on devrait observer, d'après lui, un entraînement continu, invincible, forçant les animaux à tourner sans cesse dans un sens constant. Or, les mouvements de rotation peuvent n'être pas continus, dans certains cas, même dès les premiers moments qui suivent l'expérience, et, d'autre part, quand ils sont constants pendant un certain temps, ils n'ont plus lieu ensuite que lorsque l'animal cherche à se locomouvoir. Cette objection n'est que spécieuse. La lésion peut ne pas être considérable, et alors l'entraînement n'a pas lieu d'une façon incessante et irrésistible. Dans les autres cas, on conçoit que le trouble des fonctions de la partie lésée soit plus intense dans les premiers temps qui suivent l'opération, et que, par conséquent, les effets dus à ce trouble soient alors plus prononcés ; il n'y a donc rien d'étonnant à ce que l'entraînement devienne discontinu, au bout de quelques minutes, quelques heures ou quelques jours. La rotation n'a plus lieu alors que lorsque l'animal veut se déplacer. Mais c'est dans ce moment que l'activité de la partie lésée et celle de la partie symétrique et synergique sont mises fortement en jeu ; et c'est alors que les effets de la rupture de l'équilibre de ces parties se manifestent.

En résumé, si l'on remplace, dans la théorie de Magendie et de M. Flourens, l'idée d'une paralysie de la partie lésée par l'idée d'une excitation de cette partie, c'est encore elle qui donnerait l'explication la plus plausible des mou-

vements de rotation déterminés par les lésions de l'encéphale.

Disons toutefois que rien ne nous paraît plus douteux que l'existence des forces admises par ces deux physiologistes. Magendie surtout a bien abusé de ce mot de *forces.* Pour lui, le cervelet serait le siége d'une force de propulsion; dans les corps striés résiderait une force de rétropulsion. Quand même on remplacerait le mot *forces* par celui *d'action physiologique*, ne serait-ce pas encore une erreur complète que de se représenter les diverses parties de l'encéphale comme dans une sorte de lutte continuelle, l'une de ces parties tendant toujours à faire aller l'animal en avant, tandis que celle-là le pousserait à se mouvoir en arrière ; le pédoncule cérébelleux droit tendant sans cesse à faire rouler l'animal de gauche à droite, et le pédoncule gauche de droite à gauche.

Nous ne saurions adopter une pareille manière de voir. Les lésions du pédoncule cérébelleux déterminent évidemment un trouble dans les fonctions de la protubérance annulaire, et je crois que ce trouble est plutôt une excitation de la moitié correspondante de ce renflement encéphalique qu'une paralysie. Par suite de ce trouble naît aussitôt une tendance impérieuse aux mouvements de rotation, une sorte d'impulsion vertigineuse.

Cette tendance s'affaiblit peu à peu; et tandis que dans les premiers moments ou les premiers jours après l'expérience, les mouvements de rotation sont sollicités sans interruption, ils ne se montrent plus ensuite, comme je viens de le dire, qu'au moment où l'animal veut se déplacer. Un des caractères, déjà signalé, de ces mouvements de rotation, semble bien prouver la justesse de

cette interprétation. Les animaux quadrupèdes, non-seulement ne résistent pas, dans les premiers temps, à l'entraînement gyratoire ; mais même ils font concourir leurs quatre membres à l'exécution du mouvement, comme s'ils étaient véritablement soumis à une contrainte intérieure. Ce que je dis là du mouvement de roulement produit par une lésion d'un des pédoncules cérébelleux, s'applique aussi aux divers mouvements de rotation déterminés par telles ou telles lésions de l'encéphale.

Je ne nie pas d'ailleurs l'intervention d'autres causes dans la production des mouvements de torsion ou de rotation de la tête et du cou, et dans ceux de locomotion gyratoire ; mais je dis que c'est la tendance impulsive, d'origine encéphalique, qui joue le principal rôle, au moins dans ces derniers phénomènes.

Je viens de faire figurer le vertige au nombre des causes probables de l'entraînement gyratoire engendré par les lésions unilatérales de certaines parties de l'encéphale, mais j'ai eu bien soin de placer le point de départ de ce vertige dans l'encéphale lui-même et non dans les yeux, car, ainsi que je vous l'ai dit, l'ablation des yeux n'a aucune influence sur la production de ces mouvements de rotation. La déviation des yeux, la flexion ou la torsion du cou, lorsque ces phénomènes existent, sont des effets connexes de la tendance à la rotation, et n'y jouent en rien, nous l'avons vu, le rôle de causes. Ce n'est pas à dire qu'il ne puisse y avoir des mouvements de rotation déterminés par un vertige ayant les organes des sens pour point de départ. C'est, en effet, de cette façon seulement que l'on peut expliquer les mouvements de rotation provoqués chez un Pigeon, comme l'a montré M. Longet, par une lésion

qui détruit brusquement la vue d'un côté. Il semble que l'animal ait alors peur de l'obscurité, et qu'il cherche à la fuir en se tournant sans cesse vers le côté où la vue est conservée. Il y a ainsi pendant quelque temps un mouvement de rotation autour de l'axe de station. Mais l'animal finit assez vite par s'habituer à sa cécité unilatérale, et alors le mouvement cesse. Je vous rends témoins de ce phénomène intéressant.

Mais les faits les plus intéressants à signaler, lorsqu'il s'agit de démontrer l'influence des lésions des organes des sens sur la production des mouvements de rotation, sont les résultats remarquables, découverts par M. Flourens, qui se produisent à la suite des lésions des canaux semi-circulaires.

Dans l'oreille interne ou labyrinthe, à la partie postérieure et supérieure du vestibule, se trouvent les canaux osseux semi-circulaires qui communiquent avec le vestibule par cinq orifices. Je vous les montre ici, préparés sur la tête d'un Pigeon qui a été nourri avec des aliments mêlés de garance. La lamelle de substance osseuse compacte qui forme ces canaux est fortement colorée en rouge, et il en résulte qu'ils se distinguent très-bien au milieu du tissu aréolaire, moins coloré par conséquent, qui les entoure. Ces canaux osseux sont munis à l'une de leurs extrémités d'une ampoule et reçoivent les expansions du nerf auditif; ils renferment d'autres canaux membraneux, remplis d'une sorte d'humeur vitrée (humeur de Scarpa), et ceux-ci sont séparés des canaux osseux par une humeur limpide appelée *humeur de Cotugno*. Des canaux semi-circulaires, deux sont verticaux, le troisième est horizontal. Sur ce Pigeon, dont les canaux ont été mis à découvert avec soin, je brise

le canal horizontal d'un côté, puis celui de l'autre côté. L'animal donne des signes manifestes de douleur et sa tête se meut violemment de droite à gauche et de gauche à droite, suivant une ligne horizontale; il agite en même temps les globes oculaires, et vous pouvez observer encore que l'animal tourne sur lui-même autour de son axe vertical. Sur cet autre Pigeon, je coupe le canal vertical inférieur de chaque côté, et je détermine des mouvements de la tête de haut en bas non moins impétueux que précédemment, puis l'animal renverse la tête en arrière; il présente, comme vous le voyez, une tendance à culbuter en arrière. Je coupe maintenant le canal vertical supérieur de chaque côté sur ce troisième Pigeon: des mouvements verticaux de tête surviennent aussitôt; ils sont très-violents et très-analogues aux précédents. Toutefois, vous voyez que l'animal tend cette fois à culbuter en avant, et que, pour arrêter ces mouvements, il finit par appuyer en avant le sommet de sa tête sur le sol.

La section combinée des divers canaux entraîne les mouvements les plus désordonnés.

Ces divers phénomènes paraissent bien avoir pour cause un vertige auditif qui retentit sur tout l'organisme, et M. Flourens fait remarquer que ces mouvements anormaux et irrésistibles ont un sens déterminé, correspondant à la direction des canaux semi-circulaires lésés. M. Brown-Séquard a pu reproduire ces effets, en blessant le nerf auditif; et c'est là ce qui montre bien qu'ils sont dus vraisemblablement à un vertige auditif, bien que les canaux semi-circulaires ne contiennent pas de ramifications visibles du nerf auditif, ces ramifications s'arrêtant dans les ampoules.

Ces phénomènes s'observent également chez les Mammifères, et, depuis que l'on connaît les faits découverts par M. Flourens, on a trouvé des exemples confirmatifs dans la pathologie humaine et dans la pathologie comparée. J'ai eu l'occasion de voir, avec M. Signol, un cas des plus remarquables chez un Coq qui, à la suite d'un combat, avait été atteint d'ostéite des parties latérales du crâne, et présentait, comme on a pu s'en assurer plus tard, une altération étendue de l'oreille interne. Chez cet animal, on pouvait voir, reproduits avec la plus grande fidélité, tous les phénomènes qui se manifestent dans les expériences de M. Flourens. Du reste, vous n'aurez aucune peine à vous faire une idée de ces faits bizarres de vertige et de locomotion irrésistible, dus à des lésions de l'appareil auditif, en vous rappelant l'agacement produit par certains bruits, ou les brusques mouvements de sursaut provoqués par un bruit inattendu, ou bien encore la sensation de vertige déterminée par l'introduction de l'eau dans le fond de l'oreille externe.

Pour en finir avec les mouvements de rotation, je dois vous dire encore que leur durée est très-variable chez tous les animaux. La torsion du corps, la déviation des yeux et leur oscillation ou *nystagmus*, ne s'observent, en général, que dans les premières heures ou les premiers jours qui suivent l'opération. Les mouvements de rotation leur survivent pendant un temps impossible à préciser, très-court dans certains cas, mais quelquefois très-long.

VINGT-SEPTIÈME LEÇON.

4 août 1864.

CERVELET.

Le cervelet est-il excitable? — L'influence du cervelet sur les diverses parties du corps est-elle directe ou croisée? — Fonctions du cervelet. — Willis. — Gall. — Rolando. — R. Wagner. — M. Lussana. — M. Flourens. — Influence du cervelet sur la coordination des mouvements.

La physiologie du cervelet ne commence guère qu'à Willis. Jusqu'à lui, on confondait généralement, au point de vue physiologique, cette partie des centres encéphaliques avec tout ce que contient la boîte crânienne.

Mais dès que l'attention se porte sur cet organe si remarquable, immédiatement de nombreuses hypothèses se produisent : depuis Willis jusqu'à M. Flourens, il a été fait de nombreux essais pour déterminer le rôle physiologique du cervelet. Comment n'aurait-on pas cherché à découvrir le rôle spécial dévolu à cette partie si distincte des centres nerveux encéphaliques, et non-seulement si distincte, mais si constante?

Le cervelet, en effet, existe, non-seulement chez les Mammifères, mais aussi chez les Oiseaux, les Reptiles et les Poissons, et, chez ces derniers, il prend une importance anatomique qu'il avait perdue chez les Batraciens. Il n'y a rien de semblable chez les Invertébrés; et les effets que l'on peut obtenir expérimentalement chez les Vertébrés, en blessant le cervelet, il faut les chercher, chez les Invertébrés, en agissant sur la masse cérébroïde.

En abordant l'étude physiologique du cervelet, nous nous trouvons en présence d'une question préliminaire dont l'examen n'est pas sans intérêt, et qui n'a pas reçu la même solution de la part de tous les physiologistes.

Le cervelet est-il excitable?

Pour Haller, le cervelet est réellement excitable; Zinn dit avoir provoqué des convulsions universelles en blessant le cervelet. Mais il faut ici faire une distinction des plus importantes, et que ces auteurs n'avaient point faite. Il faut, au point de vue de l'excitabilité, étudier séparément les parties superficielles et les parties profondes du cervelet. Les parties superficielles ne sont pas excitables; M. Flourens a mis ce fait hors de doute. Nous ne pouvons pas d'ailleurs nous étonner qu'il en soit ainsi. Nous agissons ici, en effet, sur une couche de substance grise, et je n'ai pas besoin de vous rappeler que la substance grise, partout où nous l'avons rencontrée, était totalement inexcitable par nos moyens expérimentaux. Il en est de même des ramifications des pédoncules, qui se rapprochent de la substance grise; mais, dans les parties profondes, la substance blanche devient très-excitable, et cela d'autant plus qu'on se rapproche davantage de la racine des pédoncules céré-

belleux. En agissant sur ces parties, soit directement, soit indirectement, par compression, on détermine de la douleur et des convulsions du corps, de la face et des yeux. C'est ce qu'ont observé divers physiologistes, entre autres M. Budge, M. Wagner ; c'est ce que nous avons constaté invariablement dans un très-grand nombre d'expériences.

Les lésions peu profondes des parties latérales du cervelet ne donnent lieu d'ordinaire à aucun mouvement de rotation du corps, à aucune déviation des yeux. Il en est de même des lésions qui divisent le cervelet dans toute son épaisseur, lorsqu'elles sont faites exactement sur la ligne médiane. Mais lorsque la lésion porte sur les parties latérales et qu'elle est quelque peu profonde, ces phénomènes se produisent aussitôt, comme l'ont vu tous les physiologistes qui ont répété les expériences de Magendie. M. Schiff, entre autres, parle de ces phénomènes d'une façon expresse. La déviation des yeux, le nystagmus, la rotation de l'animal dans un sens ou dans un autre, s'observent à un degré d'autant plus marqué que la lésion se rapproche davantage des racines des pédoncules cérébelleux (1). Cette condition de la profondeur de la lésion est très-importante, et c'est là ce qui explique pourquoi, chez l'Homme, des ramollissements superficiels étendus, et des ramollissements ou des hémorrhagies ne pénétrant qu'à une petite profondeur dans le noyau blanc des lobes cérébraux, peuvent ne déterminer aucun de ces phénomènes, pas même la déviation des yeux. J'ai eu l'occasion de voir plusieurs faits de ce genre, et d'ailleurs ils ne sont pas rares.

(1) MM. Leven et Ollivier, dans un travail récent et très-intéressant, ont insisté d'une façon toute particulière sur la production de ces troubles morbides par les lésions expérimentales du cervelet.

D'autre part, je vous ai dit, lorsque nous avons étudié la physiologie des mouvements involontaires de rotation, que ces mouvements et la déviation des deux yeux dans une même direction, à droite ou à gauche, s'observent dans des cas où la lésion siége tout à fait en dehors du cervelet. Par conséquent, l'idée de trouver dans l'existence de ces phénomènes un élément de diagnostic pour les affections du cervelet, ne pourrait être adoptée que par des esprits peu au fait des enseignements de la physiologie et de la pathologie.

Au dire de plusieurs physiologistes, les lésions du cervelet produiraient aussi un affaiblissement de la motilité ; et, suivant le plus grand nombre d'entre eux, cet affaiblissement serait unilatéral et se montrerait du côté opposé au côté lésé. On appuie ces propositions sur deux ordres de faits, des faits expérimentaux et des observations cliniques. Voyons d'abord les résultats de l'expérimentation. Je vous montre des animaux, Pigeons et Rats, chez lesquels on a détruit une partie du cervelet, et qui offrent des phénomènes d'ataxie des mouvements, phénomènes que nous étudierons tout à l'heure. La lésion porte uniquement sur un des côtés du cervelet. Or, il est impossible de constater une hémiplégie du côté opposé du corps. J'ai fait un bien grand nombre d'expériences sur le cervelet, et je puis affirmer qu'il est tout à fait exceptionnel d'observer une véritable hémiplégie, quelque incomplète qu'on veuille la supposer. Et lorsque, dans ces cas exceptionnels, l'animal présente un léger affaiblissement d'un des côtés du corps, c'est tantôt le côté du corps correspondant au côté lésé du cervelet qui est affaibli, et tantôt c'est le côté opposé. Ces dernières variations dépendent de l'étendue de la lésion, et

surtout de la compression que la partie lésée du cervelet, lorsqu'elle s'infiltre de sang, peut exercer sur la région de l'isthme cérébral qu'elle recouvre.

Les faits pathologiques recueillis chez l'Homme paraissent plus décisifs au premier abord. Le nombre des cas dans lesquels une lésion d'une partie latérale du cervelet a été suivie d'hémiplégie croisée sont si nombreux, qu'il peut paraître téméraire d'oser résister à un pareil ensemble de faits. Eh bien! je ne crains pas de dire que les observations qu'on invoque sont très-loin d'avoir la valeur qu'on leur accorde, et je suis amené à une conclusion très-différente de celle qui a cours dans la science. Il faut remarquer tout d'abord que, pour tous les auteurs, le nombre des cas dans lesquels il y a hémiplégie directe, sont ici bien moins rares que lorsqu'il s'agit des lésions du cerveau proprement dit. Mais on devrait ajouter, pour être complet, qu'il n'est pas non plus extrêmement rare, à la suite de lésions unilatérales du cervelet, qu'il n'y ait aucune paralysie réelle ni d'un côté ni de l'autre. Il faut, pour s'expliquer ces diversités dans les expressions symptomatiques, établir des catégories parmi les faits de lésion du cervelet. Il y a d'abord à distinguer les cas dans lesquels il y a, ou il peut y avoir une compression des parties sous-jacentes, de ceux dans lesquels il n'y a pas de complication de ce genre. Or, dans la première catégorie, nous rangeons les faits d'hémorrhagie ou de tumeurs du cervelet. Le lobe cérébelleux altéré augmente de volume, et il peut comprimer la moitié correspondante du bulbe rachidien et de la protubérance, d'où hémiplégie croisée. Mais même dans ces cas, la compression n'existe pas constamment, et alors, ou bien on constate une hémiplégie incomplète et directe, comme il

en existe plusieurs exemples dans la science, et comme j'en ai recueilli deux cas très-remarquables, ou bien il n'y a pas d'hémiplégie réelle. Dans la seconde catégorie se rangent diverses lésions du cervelet, entre autres les ramollissements. En général, il n'y a pas ici de compression excentrique sur les parties voisines; aussi n'y a-t-il presque jamais le moindre indice d'hémiplégie croisée. Si la lésion est superficielle, même lorsqu'elle est étendue, il n'y a pas d'hémiplégie ; si la lésion est profonde et intéresse les parties qui se rapprochent de la racine des pédoncules, il peut y avoir une légère hémiplégie, mais elle sera presque constamment directe. Ainsi, pour moi, les lésions unilatérales du cervelet, bien dégagées de toutes complications, ne déterminent presque jamais d'hémiplégie, ou bien ne produisent qu'un peu d'affaiblissement du côté correspondant du corps, et c'est par suite de leur complication la plus fréquente, c'est-à-dire de la compression exercée par le lobe cérébelleux, devenu plus volumineux, sur les parties sous-jacentes, que ces lésions produisent souvent une hémiplégie croisée.

Vous voyez combien nous sommes loin de ceux qui, pour expliquer les faits en apparence exceptionnels d'hémiplégie directe dans les cas de lésion du cervelet, invoquent, comme ils le font du reste aussi pour certains cas de lésions du cerveau proprement dit, une anomalie du bulbe rachidien consistant dans la non-existence de l'entrecroisement des pyramides. Mais une telle anomalie a-t-elle jamais été vue? Je n'en nie pas la possibilité, mais je ne sache pas qu'il y en ait un seul fait constaté d'une façon entièrement rigoureuse. Et l'on fait cet effort d'imagination pour donner la raison d'un fait si simple! Quoi de plus

naturel que l'hémiplégie directe à la suite d'une lésion du cervelet, si l'on se rappelle que le cervelet est en rapport avec la moelle épinière, surtout par des fibres qui ne s'entrecroisent pas! On ne sera pas surpris non plus de voir des lésions unilatérales du cervelet ne pas s'accompagner d'hémiplégie réelle, ni d'un côté ni de l'autre, si l'on réfléchit qu'en définitive le cervelet ne préside pas à la myotilité même, et qu'il est même douteux, comme nous allons le voir, qu'il ait une influence indirecte sur les mouvements volontaires.

Ces questions préliminaires une fois résolues, abordons l'étude des fonctions propres du cervelet.

Avant Willis, on avait déjà émis l'idée que le cervelet devait avoir une destination physiologique particulière; on avait voulu en faire le siége de la mémoire. Cette hypothèse ne s'appuyait d'ailleurs sur aucune donnée expérimentale ou clinique : elle ne mérite pas de nous arrêter, car s'il est, au contraire, un fait bien avéré, c'est que le cervelet n'a aucune participation aux facultés intellectuelles.

Malgré ce qui a été dit dans ces derniers temps (thèse de M. Bourillon), il est bien constant que les lésions du cervelet n'ont aucune influence ni sur l'instinct, ni sur l'intelligence. Il a là une différence bien marquée entre le cerveau et le cervelet. Dès que le cerveau est enlevé, comme vous le verrez, toutes les manifestations de l'intelligence ou de l'instinct paraissent cesser complétement, tandis que chez les animaux privés de leur cervelet, ces manifestations persistent. Un Pigeon, un Lapin, dont le cervelet a subi une lésion considérable, continuent,

comme l'a montré M. Flourens, à chercher leur nourriture, à vouloir manger : ils y parviennent difficilement, vu le désordre de leurs mouvements ; mais il est évident que leurs instincts relatifs à la nutrition sont conservés. Il en est de même, ainsi que l'a fait voir également M. Flourens, de l'instinct de la propagation, fait sur lequel nous aurons à revenir bientôt. Du reste, les faits cliniques s'accordent avec la physiologie expérimentale pour m'autoriser à vous tenir ce langage. On a observé chez l'Homme les lésions les plus variées, comme siége et comme étendue, du cervelet; et, dans les cas dépourvus de toute complication, on n'a observé que très-rarement un affaiblissement général de l'intelligence, lequel pouvait être attribué à un retentissement sur les fonctions du cerveau proprement dit.

Quittant ces hypothèses sans consistance, j'arrive à la première opinion nettement formulée; elle est due à Willis. Suivant lui, le cervelet présidait aux mouvements involontaires et aux fonctions organiques. C'est de là qu'il faisait partir les esprits vitaux. Sa théorie était fondée en partie sur l'origine du nerf vague qu'il faisait provenir du cervelet; et bien qu'elle ait été réfutée très-catégoriquement par Haller, elle continua de régner dans la science, et eut, comme je vous l'ai dit dans une des premières leçons, une grande influence sur Charles Bell. Les idées de Willis sur la physiologie du cervelet ne comptent plus de partisans aujourd'hui.

Toutefois, quelques auteurs veulent encore que le cervelet ait de l'influence sur les fonctions de la vie organique. Suivant certains d'entre eux, les lésions du cervelet paraîtraient retentir sur les mouvements du cœur.

Mais il faudrait savoir si cette influence n'est pas due, soit à une lésion secondaire, soit à une irritation ou une compression des parties sous-jacentes, du bulbe rachidien, par exemple, car l'on sait quelles relations physiologiques existent entre le cœur et le bulbe rachidien. On a pensé aussi que le cervelet pouvait avoir une influence sur la digestion. M. Claude Bernard a dit avoir, par une blessure du cervelet, arrêté la sécrétion du jabot sur des Pigeons; mais ce fait a été contesté par M. R. Wagner. On a avancé un autre fait que nous devons consigner ici, sans cependant y voir une preuve de l'influence du cervelet sur la vie organique, d'autant plus que ce fait n'est pas absolument certain, c'est que les vomissements seraient plus communs dans les affections du cervelet que dans toutes celles qui portent sur les autres parties encéphaliques. En tous cas, pour réduire à leur juste valeur les opinions de Haller, de MM. Budge, Valentin, Schiff, Spiegelberg, de Wagner, et de tous les auteurs qui ont accordé au cervelet une action directe et importante soit sur l'intestin, soit sur l'estomac, soit sur le cœur, soit enfin sur les organes génito-urinaires, je vous citerai l'exemple célèbre de la jeune fille dont l'histoire a été rapportée par Combette : cette jeune fille a vécu jusqu'à l'age de onze ans, bien que son cervelet fût entièrement atrophié dès les premiers temps de sa vie; et par conséquent l'influence du cervelet sur ces divers organes ne peut pas être considérée comme indispensable. A cet exemple si remarquable, nous pouvons ajouter ceux qu'ont fournis les vivisections; on peut citer entre autres les faits indiqués par M. Flourens, qui a pu faire vivre, pendant des mois entiers, un Coq chez lequel il avait détruit une grande

partie du cervelet. D'autres auteurs, M. R. Wagner, lui-même, par exemple, ont relaté des faits du même genre.

Une autre opinion, inexacte aussi, a été émise au sujet des fonctions du cervelet. Le cervelet serait, d'après les partisans de cette opinion, un des principaux foyers centraux de la sensibilité générale: c'est là que siégerait surtout le *sensorium commune*.

Il est facile de se rendre compte du raisonnement qui a conduit à cette manière de voir. On supposait que les cordons postérieurs de la moelle sont chargés de transmettre à l'encéphale les impressions éprouvées par la périphérie du corps. Puis, en suivant ces cordons jusqu'à l'encéphale, on croyait qu'ils se continuaient directement avec les faisceaux restiformes du bulbe rachidien; et enfin, les pédoncules postérieurs du cervelet paraissant n'être que les prolongements des faisceaux restiformes, on devait être amené tout naturellement à penser que les impressions sont conduites directement au cervelet, et que cet organe, par conséquent, joue un rôle important dans le mécanisme de la sensibilité.

On a cru réfuter entièrement cette manière de voir, en objectant que les faisceaux restiformes ne sont pas sensibles et ne sont pas par conséquent la continuation des faisceaux postérieurs; mais cette objection n'a point de valeur, car, ainsi que nous l'avons vu lorsque nous avons étudié la physiologie du bulbe rachidien, ces faisceaux sont doués au contraire d'une très-vive sensibilité. Mais sera-ce une raison pour nous faire adopter l'hypothèse en question? Assurément non, car il est prouvé, en définitive, que les faisceaux restiformes, quelque sensibles qu'ils soient, ne

contiennent pas les prolongements des cordons postérieurs de toute la longueur de la moelle; et, d'autre part, il est non moins solidement établi que les faisceaux postérieurs de la moelle ne sont pas les voies par lesquelles les impressions sont transmises directement de la périphérie à l'encéphale. Par conséquent, les faits anatomiques ne peuvent pas servir de base à cette hypothèse.

Des faits pathologiques et des résultats expérimentaux ont été invoqués aussi en faveur de cette hypothèse par de nombreux auteurs : Lapeyronie, Pourfour du Petit, Saucerotte, et plus récement Dugès, MM. Foville, Pinel-Grandchamp, etc. Cependant on peut objecter à tous ces auteurs qu'il existe un nombre considérable de faits cliniques dans lesquels la sensibilité a été trouvée intacte, malgré des lésions du cervelet ; et, parmi ces faits, il en est quelques-uns dans lesquels la lésion constatée était si considérable, qu'il est bien difficile d'admettre que la sensibilité eût pu être conservée intacte, si le cervelet y présidait réellement. Un de ces faits surtout, celui qui est relaté par Combette, est entièrement décisif, puisque la petite fille dont il s'agit dans ce fait n'avait plus de cervelet, et que pourtant il n'y avait aucune diminution de la sensibilité. Quant aux faits expérimentaux, ils ne sauraient laisser aucun doute : on n'a jamais observé le moindre affaiblissement de la sensibilité à la suite des lésions les plus étendues et les plus profondes du cervelet.

Quelquefois on a noté une exagération de la sensibilité générale dans des cas de lésion du cervelet, et l'on a voulu voir là une preuve en faveur de l'hypothèse que nous examinons. Mais il faut bien le reconnaître, c'est là un symptôme tout à fait exceptionnel et encore bien peu étudié jusqu'ici.

Dans un cas de ramollissement ancien et assez étendu d'un des hémisphères cérébelleux, que j'ai observé à la Salpêtrière, il y avait un très-léger affaiblissement de la motilité dans les membres du côté correspondant, et la malade l'attribuait aux douleurs qu'elle éprouvait presque constamment dans ces membres.

Parmi les nombreuses expériences que j'ai faites sur le cervelet, je n'ai vu que dans un très-petit nombre de cas, la sensibilité générale offrir une apparente exagération. Mais quand même, au lieu d'être exceptionnel, ce résultat serait constant, je n'y verrais point une preuve que le cervelet soit un foyer de sensibilité ; je crois qu'il s'agirait simplement d'une irritation de voisinage, des parties qui servent à la transmission des impressions, c'est-à-dire des éléments du bulbe et de la protubérance chargés de cette fonction.

Quant à la céphalalgie occipitale qui est un symptôme assez ordinaire des altérations du cervelet, elle est due sans doute à l'irritation des parties profondes du cervelet, et peut-être aussi à l'irritation secondaire des pédoncules cérébelleux et des parties du bulbe rachidien et de la protubérance avec lesquelles ces pédoncules vont se mettre en rapport. Nous avons vu que l'excitation expérimentale des pédoncules cérébelleux, et des parties profondes du cervelet, donne lieu non-seulement à des spasmes convulsifs, mais encore à de la douleur.

D'autre part, on a pu croire à l'influence directe du cervelet sur les sens spéciaux, surtout sur la vue et sur l'ouïe ; et cette opinion, née d'abord d'observations pathologiques, a trouvé ensuite des défenseurs qui s'appuyaient sur des résultats expérimentaux.

Je laisse de côté les troubles de l'ouïe qui ont été constatés moins souvent que ceux de la vue : fait déjà remarquable en lui-même, car si l'on prenait les données anatomiques pour point de départ, on trouverait peut-être plus facilement des relations anatomiques entre les nerfs acoustiques et le cervelet, qu'entre cet organe et les nerfs optiques. Je n'affirme pas d'ailleurs qu'il y ait des fibres radiculaires des nerfs acoustiques qui proviennent du cervelet : je dirai même que les recherches opiniâtres auxquelles je me suis livré autrefois pour vérifier l'assertion de M. Foville, qui fait naître ces nerfs du cervelet par l'intermédiaire des corps restiformes, m'ont conduit à nier d'une façon presque absolue ce mode d'origine : mais il y a là des difficultés anatomiques réellement très-ardues, et je répète que l'on pourrait à la rigueur se laisser aller à admettre les relations de quelques fibres de ces nerfs avec le cervelet. Et cependant, rien de plus rare que les troubles de l'ouïe dans les altérations du cervelet.

Au contraire, les nerfs optiques n'ont assurément aucune relation directe avec le cervelet; et pourtant, dans un grand nombre de cas de lésions de cet organe, la vue s'est trouvée soit affaiblie, soit même abolie. Comment expliquer ce désaccord entre les données anatomiques et les faits pathologiques? Question très-difficile à résoudre!

Je sais bien que cette difficulté n'existe pas pour certains physiologistes qui admettent ces relations originelles dont je viens de nier l'existence. Tout récemment, par exemple, un physiologiste italien dont l'autorité est loin d'être sans poids, M. Lussana, a cherché à établir la réalité d'un rapport anatomique direct entre les nerfs optiques et le cervelet. Mais il s'appuie sur des faits qui me paraissent

n'avoir pas du tout la signification qu'il leur prête. Chez les Batraciens, de même que chez les Poissons, il n'y a pas la moindre continuité reconnaissable entre les fibres des nerfs optiques et le cervelet. Chez les animaux de la classe des Batraciens, M. Lussana ne veut pas voir dans la bandelette transversale située en arrière des tubercules optiques le véritable cervelet : il admet que le cervelet est confondu avec les tubercules optiques, et alors il lui est facile de trouver ces relations qu'il cherche. Mais sans entrer dans une discussion qui m'entraînerait trop loin, il est certain pour moi que c'est sans le moindre fondement sérieux qu'il refuse à la bandelette transversale le nom et les fonctions par conséquent du cervelet. C'est bien là, et exclusivement, le véritable cervelet, et personne n'a suivi les nerfs optiques jusqu'à cette bandelette. Chez les Poissons, l'étude de l'origine des nerfs optiques montre de la façon la plus nette que les nerfs optiques tirent leur origine uniquement des lobes optiques. Cela est tout à fait évident pour ce qui concerne les Poissons osseux ; chez les Sélaciens, le fait n'est pas douteux non plus ; et c'est réellement employer un argument sans grande valeur, que de montrer, chez ces animaux, la paroi des lobes optiques se continuant en arrière, sans interruption, avec le cervelet. Chez les Oiseaux, les rapports exclusifs des nerfs optiques avec les tubercules bijumeaux ne sauraient guère faire l'objet d'un doute ; et enfin, chez les Mammifères, chez ceux du moins qui se prêtent bien à cette recherche, comme les Rongeurs par exemple, rien n'est plus facile que de constater aussi que les bandelettes optiques prennent origine dans les tubercules quadrijumeaux antérieurs ou *nates*.

Ainsi, pour nous, les nerfs optiques n'ont aucune rela-

tion *directe* d'origine avec le cervelet, et l'on peut par conséquent à bon droit s'étonner que l'amaurose soit inscrite au nombre des symptômes possibles des lésions du cervelet. L'amaurose a été observée un assez grand nombre de fois dans ces conditions : comment en expliquer la production? Il convient de remarquer que ce phénomène a été principalement observé dans des cas de tumeurs du cervelet. Aussi a-t-on pensé qu'il pouvait dépendre d'une compression exercée, par cet organe augmenté de volume, sur les tubercules quadrijumeaux. Mais il est évident que cette explication, si elle est vraisemblable dans quelques cas, est insuffisante pour un bon nombre d'entre eux, car plusieurs fois, soit à cause du peu de volume des tumeurs, soit à cause de leur disposition, il n'y avait en réalité aucune compression possible de ces tubercules. D'ailleurs, ce symptôme a été constaté quelquefois dans des cas de lésions autres que des tumeurs. Cette explication ne pouvant pas être acceptée, on s'est demandé si les nerfs optiques, tout en n'ayant aucune relation directe avec le cervelet, n'auraient pas quelque rapport anatomique indirect avec cet organe, et l'on a naturellement pensé aux pédoncules antérieurs du cervelet, aux *processus cerebelli ad testes,* qui vont passer sous les tubercules quadrijumeaux pour s'entrecroiser, à ce niveau, sur la ligne médiane. Mais ces pédoncules vont-ils d'une façon quelconque, se mettre en relation avec les foyers d'origine des nerfs optiques? On n'en sait rien d'une façon précise, et il serait téméraire d'émettre à cet égard une présomption quelque peu accentuée. J'avoue même que lorsque j'envisage l'ensemble des faits, la variabilité de l'intensité et de l'existence même de ce symptôme, le peu de constance du siége des lésions

qui peuvent y donner lieu, j'incline fortement à penser qu'il n'y a aucune relation de ce genre. J'aime mieux croire à l'intervention d'une influence comme sympathique du cervelet sur les foyers d'origine des nerfs optiques, influence qui se transmet par des voies non encore déterminées, et qui offre la variabilité des influences de ce genre. Il y aurait d'ailleurs à rechercher avec soin si, dans les cas d'amaurose par lésions du cervelet, il n'y a pas quelque altération miscroscopique des corps genouillés et des tubercules quadrijumeaux, ou même des rétines.

Les expériences physiologiques nous fournissent les objections les plus fortes contre l'opinion de ceux qui admettent des relations anatomiques entre les nerfs optiques et le cervelet, et, par suite, l'influence directe de cet organe sur la vision. M. Flourens a déjà signalé la conservation de l'ouïe et de la vue chez les animaux dont on a lésé le cervelet, et la plupart des expérimentateurs sont arrivés au même résultat. Rien n'est plus facile à constater, au moins pour la vue. Voici un Pigeon dont le cervelet a subi une lésion considérable : j'approche rapidement ma main de l'un des yeux ; vous pouvez distinguer, au milieu de l'agitation et des mouvements irréguliers de l'animal, un retrait de la tête, par lequel il cherche à éviter le coup qui le menace. Je fais une épreuve semblable du côté opposé : vous voyez que le résultat est encore le même. L'expérience est un peu plus difficile à faire pour l'ouïe ; mais je l'ai faite bien des fois, et la conservation de l'ouïe, dans ces conditions, ne saurait être mise en doute.

Comment comprendre, en présence de faits aussi nets que des physiologistes aient pu arriver à d'autres résultats ? Un physiologiste italien, M. Pietro Renzi, se fonde sur

les expériences du même genre et très-nombreuses, pour
idmettre que le cervelet préside à la sensibilité. Pour lui,
« le cervelet est l'organe ou l'instrument par lequel les
» sens ont toute leur activité ; il est destiné à l'exercice
» de la sensation active ou distincte ; par son intermé-
» diaire, nous dirigeons et fixons attentivement nos sens
» sur les objets qui les environnent : c'est le centre ner-
» veux par lequel nous percevons la réalité du monde
» extérieur. » Je ne crains pas de dire que ces proposi-
ions ne sont pas l'exacte traduction des résultats des
expériences faites sur le cervelet, et, après avoir constaté
'état de la vue chez ce Pigeon, vous devez être de mon
ivis. En tout cas, ce que l'on pourrait observer chez des
inimaux, c'est uniquement la diminution ou la perte de
a vue : que signifient donc ces interprétations si éloignées
lu fait brut ? Noter que la vue est plus ou moins dimi-
iuée chez un Oiseau, et conclure de là que, par l'inter-
nédiaire du cervelet, *nous dirigeons et fixons attentive-
nent nos sens* sur les objets qui les environnent,... que *nous
percevons la réalité du monde extérieur !* Quelle singulière
iardiesse de déductions ! Si encore, on avait, chez l'homme,
quelque renseignement pouvant servir de point de départ
ı ces hypothèses physiologiques ! Mais non ; dans aucune
observation il n'est fait mention des troubles que cette
hypothèse suppose. Je vais plus loin, et comme je vous
e disais, certains faits pathologiques démontrent que le
cervelet n'a pas d'influence directe sur la vision. D'abord
e nombre de cas de lésions du cervelet, dans lesquels la
vue n'a pas été troublée, est beaucoup plus considérable
que le nombre de ceux dans lesquels il y a eu diminution
ou abolition de la vue. Et puis, il y a des faits entièrement

décisifs. C'est d'abord le cas déjà cité de la jeune fille observée par Combette, cas dans lequel les sens étaient intacts, bien que le cervelet fût complétement absent. Et dans un cas dont je dirai quelques mots plus tard, malgré l'atrophie totale de la substance grise corticale du cervelet, c'est-à-dire de la partie douée de l'activité spéciale propre à cet organe, la vue, l'ouïe et la sensibilité générale étaient parfaitement conservées.

De l'ensemble de ces considérations, nous sommes, je crois, en droit de conclure que le cervelet n'est le foyer central ni de la sensibilité générale, ni des sensibilités spéciales.

Une autre hypothèse, qui a été adoptée par un certain nombre d'auteurs, et qui compte même encore quelques partisans, est celle que Gall a émise. Gall, vous le savez, avait placé dans le cervelet l'instinct de la propagation ou le penchant à l'amour physique. Pour appuyer cette hypothèse, il avait emprunté des arguments à l'observation clinique, à l'anatomie comparée et à la physiologie expérimentale. On sait aujourd'hui que ces divers arguments sont sans valeur.

Parmi les observations pathologiques, celles qui ont paru le plus concluantes n'ont été recueillies et publiées qu'après que Gall avait fait connaître ses idées. Ces observations semblaient même prouver que le lobe médian du cervelet était le centre nerveux spécial de l'instinct de la propagation. Mais ces faits ne peuvent prévaloir contre le nombre considérable de faits négatifs qui ont été observés depuis lors. D'ailleurs, les rapports du cervelet avec le bulbe rachidien permettent de comprendre facilement comment une lé-

sion du cervelet, une hémorrhagie par exemple, peut déterminer une compression plus ou moins prononcée du bulbe, et il est à croire que c'est, comme l'admet M. Pétrequin, à l'irritation bulbaire ainsi produite, que sont dus les phénomènes qui se sont manifestés du côté des organes génitaux.

Les faits d'anatomie comparée sont bien loin d'avoir la signification qu'on leur avait attribuée. On peut même dire qu'il serait plus facile de trouver, dans l'anatomie comparée, des preuves contraires à l'hypothèse de Gall, que des preuves favorables. Bien que je ne puisse pas ici reproduire une réfutation déjà amplement donnée par Leuret et par d'autres auteurs, je ne puis résister au désir de vous citer un fait qui, à lui seul, me paraît entièrement concluant. C'est la réduction si considérable du cervelet chez les Batraciens anoures, animaux chez lesquels l'instinct de la propagation est, chacun le sait, extrêmement développé.

Que dit aussi l'expérimentation physiologique? M. Ségalas n'a obtenu aucun effet sur les organes génitaux par la titillation directe du cervelet. Il est vrai que MM. Budge et Valentin assurent avoir provoqué des mouvements dans les glandes et les vésicules séminales, les trompes, etc., par l'excitation du cervelet: mais ces résultats auraient bien besoin d'être confirmés, et d'ailleurs, s'ils sont bien exacts, on peut, ce me semble, les rattacher à une excitation médiate du bulbe rachidien, surtout lorsqu'on sait que la titillation du bulbe, ainsi que l'a vu M. Ségalas, produit des effets manifestes sur les organes génitaux, l'érection du pénis, par exemple.

On avait voulu trouver aussi des arguments dans des expériences d'un autre genre. On avait prétendu que l'abla-

tion du cervelet entraînait la perte de l'instinct de la propagation. Or, M. Flourens a constaté que cet instinct était entièrement conservé chez un Coq qui avait survécu à l'extirpation d'une partie du cervelet, et chez lequel on trouva, lors de l'examen nécroscopique, cet organe réduit à la moitié de son volume primitif. J'invoquerai du reste encore ici les exemples d'atrophie du cervelet dans l'espèce humaine. La petite fille sans cervelet (observation de Combette) se livrait à l'onanisme; la femme dont le cervelet avait subi une atrophie complète de toute son écorce grise, et dont j'ai déjà dit un mot, avait été, d'après certains détails de ses antécédents, atteinte d'un léger degré d'érotomanie. D'autres faits de lésion considérable du cervelet sans diminution des instincts sexuels pourraient être ajoutés à ceux-ci (1).

Ainsi l'hypothèse de Gall ne trouve aucun appui réel

(1) Ces faits pathologiques n'ont cependant pas peut-être toute la valeur qu'on est tenté de leur accorder au premier abord. En effet, comme le fait remarquer très-judicieusement R. Wagner, il se pourrait que l'affection du cervelet eût présenté deux périodes, l'une, accompagnée de phénomènes subinflammatoires, soit dans la partie lésée elle-même, soit dans les parties voisines, et l'autre, caractérisée par la destruction du tissu, et dans laquelle les phénomènes inflammatoires susdits auraient cessé complétement. Dans la première période, les instincts relatifs à la propagation pourraient subsister et être même exaltés ; ils seraient déprimés ou abolis, suivant l'étendue de la lésion, dans la seconde période. Or, chez la petite fille observée par Combette, le cervelet avait très-probablement existé tout d'abord et avait sans doute disparu par suite d'un travail morbide accompagné d'une irritation plus ou moins vive. Et, dans le cas que j'ai observé moi-même, le travail d'atrophie de la substance grise corticale du cervelet a bien pu aussi produire pendant un temps plus ou moins long une irritation de l'organe.

dans les divers ordres de faits auxquels cet auteur avait emprunté ses arguments.

Rolando, après de nombreuses expériences sur les Vertébrés, fut conduit à attribuer au cervelet une influence directe sur le mouvement. Pour lui, le cervelet est la source, l'origine de tous les mouvements, et son action, comme l'avait supposé Reil, serait comparable à celle d'une pile voltaïque. Il avait bien certainement eu sous les yeux, à la suite de lésions expérimentales du cervelet, le désordre des mouvements produit par ces lésions; mais il n'avait point assez remarqué qu'il s'agissait là d'un trouble et non d'un affaiblissement des mouvements; son interprétation inexacte dérivait d'une observation insuffisante.

M. Flourens, au contraire, reconnut tout d'abord le véritable caractère de ce trouble des mouvements; et l'opinion qu'il a émise sur le rôle du cervelet, a le grand mérite de s'accorder parfaitement avec les phénomènes qui se manifestent chez les Vertébrés supérieurs, à la suite de certaines lésions de cette partie des centres nerveux.

Je n'indique qu'en passant les effets signalés par M. Flourens, relativement à la direction que donneraient à la locomotion les lésions de telle ou telle partie du cervelet. Ainsi, les lésions de la partie postérieure du cervelet produiraient une tendance à marcher ou courir en avant, et les lésions des parties antérieures détermineraient une tendance au recul. Ce dernier effet a aussi été constaté par Magendie. Ce sont là des résultats qui ne sont pas constants, et qui, par conséquent, ne peuvent pas jeter un grand jour sur la physiologie du cervelet.

Au contraire, les expériences faites dans de certaines conditions, déterminent des troubles constants de la loco-

motion, et ce sont ces résultats expérimentaux qui ont conduit M. Flourens à assigner au cervelet une fonction toute spéciale, et dont aucun physiologiste n'avait même jusqu'alors soupçonné l'existence. « Dans le cervelet, dit-il, réside une propriété dont rien ne donnait encore l'idée en physiologie, et qui consiste à *coordonner* les mouvements *voulus* par certaines parties du système nerveux, *excités* par d'autres.... Le cervelet est le siége exclusif du principe qui coordonne les mouvements de locomotion. » Ce serait donc l'organe de la coordination, de l'équilibration des mouvements de locomotion.

M. Flourens enlève le cervelet par couches successives sur un Oiseau. L'ablation des premières couches ne produit qu'un peu de faiblesse et de manque d'harmonie dans les mouvements : lorsque les couches moyennes sont enlevées, il se manifeste une agitation presque universelle ; les mouvements sont brusques et déréglés ; la faculté de sauter, de voler, de marcher, de se tenir debout, est très-altérée. L'animal ne réussit qu'avec la plus grande difficulté à se tenir debout, et il n'y parvient qu'en s'appuyant sur ses ailes et sur sa queue. S'il marche, c'est d'une façon chancelante et mal affermie, comme s'il était ivre ; il est obligé de s'aider avec ses ailes, et encore, il tombe souvent et roule sur lui-même. Lorsque les dernières couches sont retranchées, la marche, le vol, la station, deviennent tout à fait impossibles. Placé sur le dos, il ne peut plus se relever. Il s'agite presque continuellement, d'une façon complétement désordonnée. Il voit le coup qui le menace, veut l'éviter ; mais n'y parvient pas. En un mot, « la volition, » les sensations, les perceptions persistent ; la possibilité » d'exécuter des *mouvements d'ensemble* persiste aussi ;

» mais la *coordination de ces mouvements* en mouvements » de locomotion, réglés et déterminés, est perdue. » Ces expériences, faites sur des Mammifères, donnèrent les mêmes résultats que chez les Oiseaux.

Sur ces Pigeons et sur ce Rat, nous avons produit des lésions plus ou moins profondes du cervelet, et vous voyez avec quel degré d'exactitude M. Flourens a décrit les troubles de la motilité déterminés par des lésions de ce genre. Ces résultats sont constants : aussi ont-ils été observés par tous les physiologistes qui ont répété les expériences en question ; et l'opinion de M. Flourens a été adoptée plus ou moins complétement par la plupart d'entre eux, entre autres par M. Bouillaud, par M. Longet, et récemment, moyennant aussi quelques réserves, par le célèbre anatomo-physiologiste allemand R. Wagner. Cet auteur a fait remarquer, que les troubles produits par les lésions du cervelet sont indépendants du cerveau proprement dit, car ils se manifestent encore nettement, après l'ablation préalable des hémisphères cérébraux, par l'impossibilité de la station et par l'incohérence des mouvements de locomotion provoqués. M. Flourens avait déjà montré plusieurs fois ce résultat expérimental dans ses cours.

M. Ph. Lussana, dans un travail publié dans le *Journal de physiologie* de M. Brown-Séquard, soutient également l'opinion de M. Flourens ; mais il pense que le cervelet pourrait bien aussi être l'organe du sens érotique. Il va d'ailleurs plus loin que les auteurs que je viens de citer, et il cherche à expliquer le mécanisme par lequel le cervelet présiderait à la coordination des mouvements. Pour lui, le cervelet serait l'organe du *sens musculaire*, c'est-à-dire de cette sensibilité particulière qui nous donne

la faculté de mesurer et de gouverner les contractions musculaires, nécessaires à l'accomplissement de tel ou tel mouvement. C'est cette sensibilité qui serait diminuée ou abolie par les lésions du cervelet, et c'est de là que dériverait l'ataxie des mouvements. Cette théorie est assurément ingénieuse, en ce sens qu'elle pourrait fournir une explication vraisemblable des phénomènes produits par les lésions cérébelleuses ; mais sur quoi repose-t-elle en réalité? Y a-t-il un seul fait positif que M. Lussana puisse invoquer à l'appui de son hypothèse? Certainement ce n'est pas dans les expériences sur les animaux que l'on peut trouver des arguments en sa faveur. Comment reconnaître si la sensibilité musculaire est troublée chez un animal? Il n'y a qu'un renseignement à demander à l'expérimentation, à savoir si cette sensibilité est, oui ou non, abolie par l'ablation du cervelet. Or, je suis très-certain que, si l'on peut trouver des conditions qui permettent de constater bien nettement l'état de la sensibilité musculaire, après l'ablation totale du cervelet, on trouvera cette sensibilité tout à fait conservée ; peut-être même sera-t-elle légèrement exaltée dans quelques cas, comme l'est parfois la sensibilité cutanée.

D'ailleurs, comment comprendre que la sensibilité musculaire soit si fortement atteinte, dans certains cas, par une simple piqûre du cervelet, souvent même par le simple fait de la mise à nu de cette partie des centres nerveux, lorsqu'il y a eu un léger tiraillement ; tandis que dans d'autres circonstances, une lésion même assez étendue ne déterminera aucun trouble du mouvement, et, par conséquent, dans l'hypothèse de M. Lussana, aucune perturbation du sens musculaire?

Si cette hypothèse ne peut trouver aucun soutien réel

dans l'expérimentation physiologique, elle pourrait, au contraire, chercher un appui dans les résultats de l'observation clinique. Là seulement, il serait possible d'arriver à savoir si le sens musculaire, quelle que soit la signification précise qu'on attache à cette expression, est intact, ou, au contraire, plus ou moins profondément modifié. Eh bien! que voit-on chez les sujets atteints de lésions du cervelet (je parle de ceux qui offrent alors de l'incoordination des mouvements)? Y a-t-il quelque phénomène spécial indiquant un affaiblissement de la sensibilité musculaire? A-t-on fait une recherche directe de l'état de cette sensibilité dans ces cas? A-t-on comparé l'incoordination des mouvements qui existe chez ces malades, à celle que l'on observe chez les individus atteints de sclérose des cordons postérieurs de la moelle, et chez lesquels la sensibilité musculaire est parfois notablement diminuée? Non, l'on s'est évidemment borné à examiner sous toutes ses faces l'hypothèse du trouble de la sensibilité musculaire, et à chercher si elle rendait compte des phénomènes d'ataxie qui se manifestent dans certains cas: l'épreuve ayant semblé favorable à cette hypothèse, on l'a adoptée sans pousser plus loin la vérification. On ne s'est même pas demandé jusqu'à quel point elle était nécessaire: c'est ce que nous allons faire, en étudiant de plus près l'opinion de M. Flourens, que l'hypothèse dont nous venons de parler a la prétention de compléter, et en examinant si cette opinion peut résister aux objections sérieuses qu'on lui a opposées.

Disons encore un mot, avant de commencer cet examen, des arguments que l'opinion de M. Flourens peut emprunter à la pathologie. Tout d'abord, on avait déjà cherché si les enseignements de la clinique répondaient aux données

de la physiologie, et cette recherche, comme je vais le dire tout à l'heure, avait été bien loin d'être favorable à cette opinion. Mais plus récemment, l'attention a été ramenée sur la symptomatologie des affections du cervelet; et, depuis lors, la science a enregistré un certain nombre de faits, dans lesquels on a constaté, au nombre des troubles les plus saillants, un désordre plus ou moins prononcé des mouvements, surtout de ceux de locomotion, et une difficulté plus ou moins grande, ou même une impossibilité de la station. M. Flourens a fait remarquer que ce sont principalement ces fonctions qui deviennent désordonnées dans les cas de lésions expérimentales du cervelet. En France, MM. Hillairet, Hérard, Woillez et d'autres (1) ont cité des faits qui montrent que les lésions du cervelet, chez l'Homme, peuvent déterminer des phénomènes morbides tout à fait comparables à ceux qu'on observe chez les animaux, sous l'influence des blessures de cet organe. Ces faits se sont même assez multipliés, pour que l'on ait pu considérer ces troubles de la coordination des mouvements comme des symptômes caractéristiques des affections du cervelet.

Parmi les cas les plus remarquables, on a cité l'observation de cette jeune fille dont le cervelet avait à peu près complétement disparu (observation de Combette), et qui avait vécu jusqu'à l'âge de onze ans. L'observation, incomplète du reste, signale un embarras assez grand de la parole, et constate que l'enfant *se laissait tomber souvent.*

J'ai eu l'occasion d'observer un fait analogue dont les

(1) Un fait remarquable de trouble des mouvements observés dans un cas d'atrophie du cervelet a été publié par M. Fiedler (*Zeitsch. f. rat. Med.*, *Bd. II*, 1861 ; *Analyse in Gaz. méd. de Paris*, août 1862).

diverses circonstances sont assez remarquables pour que je vous les indique en quelques mots.

La nommée J. R., entrée à l'hospice de la Salpêtrière, à l'âge de quarante-neuf ans, avait présenté pendant sa jeunesse un certain degré d'érotomanie, si l'on en juge d'après les renseignements recueillis dans son pays même. Au moment de son entrée dans l'hospice, elle était peu intelligente; la sensibilité était intacte; la vue et l'ouïe étaient normales; il n'y avait aucune déviation des yeux; la nutrition s'opérait bien; tous ses mouvements étaient conservés, mais la locomotion était des plus désordonnées et des plus difficiles: elle ne pouvait marcher que de la façon la plus bizarre, en s'appuyant sur une chaise qu'elle plaçait à chaque pas devant elle, et, malgré ses efforts d'équilibration, elle tombait souvent. Cependant, et ceci est bien remarquable, elle avait conservé une grande vigueur musculaire; et, lorsqu'on lui tendait le bras pour l'empêcher de tomber, elle serrait ce bras à faire mal. La malade est morte à l'âge de soixante-neuf ans, ayant toujours été jusque-là dans le même état, et nous avons trouvé à l'autopsie un cervelet dont toute la substance grise corticale était entièrement atrophiée: toutes les cellules nerveuses de cette couche avaient disparu. Voici l'encéphale de cette femme; vous pouvez constater, en le comparant à cet autre encéphale qui est à l'état normal, la réduction très-considérable de volume que le cervelet a subie. Notez bien ce point important: les olives cérébelleuses étaient parfaitement conservées, ce qui montre que ces parties ne jouent, en tout cas, qu'un faible rôle dans la coordination. (L'observation complète est consignée dans la thèse de M. Lanoix, 1863.)

Ainsi, en résumé, l'opinion de M. Flourens sur les fonctions du cervelet paraît non-seulement être complétement d'accord avec les résultats de l'expérimentation ; mais encore elle semble confirmée par un certain nombre de faits pathologiques.

Eh bien ! je vous ai dit que pourtant elle avait été, et se trouvait encore aujourd'hui, vivement contestée. Voyons quelle est la valeur des objections qu'on lui a opposées.

Il faut d'abord savoir que, dans un très-grand nombre d'observations pathologiques, on a constaté l'existence de lésions du cervelet, alors que pendant la vie aucun désordre des mouvements n'avait frappé l'attention du médecin. M. Andral, ayant rassemblé quatre-vingt-treize cas de maladies du cervelet, n'en a trouvé qu'un seul, tendant à confirmer l'opinion des physiologistes qui font du cervelet l'organe de la coordination des mouvements. Mais il convient de noter que les observations réunies par M. Andral sont très-diparates. Le plus souvent elles ont rapport à des tumeurs, à des masses tuberculeuses ou cancéreuses, à des kystes de nature diverse, développés dans le cervelet. Et, comme le fait observer M. Longet, dans tous ces cas de lésions chroniques développées peu à peu, on comprend jusqu'à un certain point que la fonction d'un organe encéphalique survive à une altération grave de cet organe, dont les diverses parties sont, non pas détruites, mais souvent simplement écartées. Dans les expériences, au contraire, la lésion est brusque et réelle, c'est-à-dire qu'elle détruit les rapports réciproques d'un certain nombre d'éléments, et qu'elle a pour résultat inévitable, si elle est suffisamment etendue, le trouble des fonctions de l'organe. Plusieurs autres des observations rassemblées par M. Andral sont des

cas d'hémorrhagie du cervelet, accompagnés de paralysie du mouvement. Or, on peut se demander si, dans ces cas, on n'a pas pris quelquefois pour de la paralysie véritable, le trouble de la coordination des mouvements. Supposons que ce trouble soit très-prononcé ; comme c'est surtout l'appareil de la locomotion qui est atteint, d'après les expériences de M. Flourens, les muscles des membres inférieurs ne pourront plus fonctionner avec harmonie, et tout mouvement coordonné auquel ils participent deviendra ou difficile, ou même impossible. Le malade ne pourra plus marcher, il ne pourra même plus se tenir debout. Ne pourra-t-on pas, si l'on n'y prête pas une grande attention, croire à l'existence d'une paralysie des membres inférieurs, dans un cas semblable? Et si l'on admet pour un moment que ce trouble produit par une lésion du cervelet puisse être unilatéral, l'impuissance du mouvement de locomotion ou de station, dans l'un des membres, ne pourra-t-elle pas être confondue, par des yeux non avertis, avec une vraie hémiplégie?

On peut donc éliminer du nombre des observations colligées par M. Andral un certain nombre de faits comme peu probants, et l'on peut mettre en doute la signification de la plupart des autres. Mais sur quoi se fonde-t-on? Sur des raisons théoriques qui n'ont peut-être pas elles-mêmes toute la force qu'on leur attribue. D'ailleurs est-il possible de penser que toutes ces observations soient, sans exception, dépourvues de toute valeur, en ce qui concerne la question que nous examinons? Comment des phénomènes aussi saillants, aussi singuliers, que ceux qui caractérisent les troubles de la coordination des mouvements, auraient-ils passés constamment inaperçus? De plus, il y a certai-

nement des faits recueillis plus récemment et qui parlent dans le même sens que ceux de M. Andral. J'ai trouvé plusieurs fois des lésions limitées et anciennes (ramollissements d'ancienne date) chez des malades qui n'avaient présenté pendant leur vie aucun trouble manifeste de la locomotion. Il est vrai que dans la plupart de ces cas, les lésions étaient superficielles. Dans un cas récent, j'ai trouvé un ancien ramollissement, dans le centre du noyau blanc d'un des hémisphères cérébelleux, chez une femme qui marchait bien, mais qui cependant, paraît-il, vacillait très-légèrement en marchant, sans tendance pourtant à tomber. Or, dans ce cas, le ramollissement était assez étendu, et avait fait disparaître une partie de la substance cérébelleuse, du volume d'une noix environ. Le corps rhomboïdal de ce côté avait été complétement détruit.

Je cite ce dernier cas, en le rapprochant de ceux qui sont contraires à l'hypothèse qui regarde le cervelet comme l'organe de la coordination des mouvements; et cependant, il pourrait être réclamé, comme un témoignage à l'appui de cette hypothèse, par ceux qui l'ont adoptée. C'est que le trouble de la locomotion, observé dans ce cas, était loin d'être en rapport avec l'étendue de la lésion ; car cette lésion, je le répète, était assez considérable, et était située dans le noyau blanc, interrompant la continuité d'un très-grand nombre de fibres cérébelleuses. C'est là, du reste, une considération qui, aux yeux des physiologistes sans parti pris, diminuera, jusqu'à l'annuler même, la valeur d'autres observations que l'on a considérées, sans y prendre assez garde, comme très-concluantes. Comment voir, par exemple, dans l'observation relative à Guérin, vicaire à Gézeville, une preuve que le cervelet est l'organe de la coor-

dination des mouvements? Il est dit, dans cette observation, que le malade éprouvait des vertiges, qu'il chancelait sur ses jambes et manquait souvent de tomber en avant. Or, on trouva, lors de l'autopsie, que le cervelet était en grande partie détruit; peut-être même l'était-il complétement (observation citée par M. Longet d'après M. Bouillaud). Ainsi, voilà un malade chez lequel le cervelet est détruit et qui marche encore ! Seulement il chancelle et manque souvent de tomber. Mais si l'hypothèse en question était fondée, cet homme n'aurait pas dû pouvoir faire un pas; il n'aurait pas dû même pouvoir se tenir debout; car les combinaisons de contractions musculaires, nécessaires pour les mouvements de locomotion et pour la station, auraient dû être complétement impossibles. N'aurait-on pas dû également constater l'ataxie la plus désordonnée de tous les mouvements chez la jeune fille qui était dépourvue de cervelet (observation de Combette)? Et cependant, elle marchait encore quelques mois avant sa mort; seulement, elle se laissait tomber souvent. Notons que ses jambes étaient faibles alors; mais quand bien même ses membres inférieurs auraient présenté, encore à ce moment, une grande vigueur, ce qui pourrait faire rattacher les chutes fréquentes de cette enfant à l'absence du cervelet, ce serait encore là le seul trouble de la locomotion que l'on aurait observé. Est-il même permis d'affirmer qu'il y avait eu dans ce cas diminution de la faculté de coordination? Qui ne voit qu'un pareil cas, au lieu d'être un argument favorable à l'hypothèse que nous discutons, en est, au contraire, la réfutation la plus nette et la plus décisive?

Il y a pourtant, dira-t-on, des observations qui sont beaucoup plus d'accord avec les données expérimentales. J'en

ai cité une, il n'y a qu'un instant, recueillie par moi à la Salpêtrière, et dans laquelle on a constaté l'existence de troubles très-considérables de la locomotion. Mais, quelque difficile que fût la locomotion dans ce cas, la malade marchait encore, et cependant toute la substance grise corticale, c'est-à-dire la portion de l'organe qui est douée de l'activité spéciale propre au cervelet, était entièrement atrophiée. Il semble, en prenant pour point de départ l'opinion de M. Flourens, que la locomotion aurait dû être complétement impossible.

Du reste, on peut se demander si les troubles de la locomotion observés chez cette femme, et dans d'autres cas de lésion du cervelet, doivent être rapportés à une perturbation, à un affaiblissement ou à une abolition de la faculté de la coordination des mouvements. Et l'on est amené à se poser la même question relativement aux résultats de l'expérimentation.

M. Brown-Séquard a dit avec beaucoup de raison qu'il faut éviter, lorsqu'on interprète les résultats des expériences faites sur les centres nerveux, de confondre les effets dus à l'irritation de la partie lésée, avec ceux que produirait l'absence d'action de cette partie. Or, suivant lui, cette confusion aurait été souvent faite; et, en particulier pour le cervelet, elle aurait conduit à des idées inexactes sur les fonctions de cette partie des centres nerveux. J'adopte pleinement cette manière de voir. Je crois aussi que, dans la plupart des cas, les effets observés sont des effets d'irritation ou d'excitation. Seulement, je ne suis plus entièrement de l'avis de M. Brown-Séquard, lorsqu'il dit « que c'est à l'irritation des parties voisines du cervelet que sont dus les désordres des mouvements. » Il est

hors de doute que l'irritation des pédoncules cérébelleux peut produire, comme l'avance M. Brown-Séquard, des troubles analogues à ceux que déterminent les lésions du cervelet; je l'ai constaté bien des fois. Il n'est pas moins certain que le simple tiraillement de ces pédoncules, ou le froissement de la protubérance et du bulbe peuvent donner lieu à des phénomènes du même genre. Ici encore je puis appuyer de mon témoignage les assertions de M. Brown-Séquard. J'ai plusieurs fois, dans le but de m'éclairer sur ce point, soulevé le cervelet en passant un instrument par le trou atloïdo-occipital, entre cet organe et le plancher du quatrième ventricule, après m'être assuré que l'opération préalable n'avait produit aucune perturbation bien marquée de la locomotion; et presque toujours, dès que j'avais soulevé le cervelet, sans le léser d'ailleurs, il y avait un désordre très-manifeste des mouvements de locomotion. J'accepte donc jusque-là les objections de M. Brown-Séquard; mais je suis tout à fait convaincu que dans un grand nombre de cas, les troubles des mouvements dépendent bien de l'irritation des parties profondes du cervelet. Rien n'est plus clair pour moi. Le cervelet étant mis à nu par l'ablation d'une partie de l'os occipital, et les mouvements n'étant pas encore désordonnés, si l'on fait avec précaution des lésions d'abord superficielles, puis de plus en plus profondes, on voit que le trouble des mouvements, nul lorsque l'on n'a pas dépassé les couches superficielles, se manifeste dès que l'on atteint les couches excitables, bien qu'il n'y ait aucun tiraillement exercé sur les pédoncules cérébelleux ou sur l'isthme cérébral. Il serait donc inexact de dire que les troubles du mouvement, dans les expériences instituées sur le cervelet, dépendent toujours

des violences auxquelles sont soumises les parties voisines, pendant les manœuvres de l'opération (1).

Ainsi donc, toutes les fois que dans les expériences faites sur le cervelet, on ne dépasse pas, avec l'instrument mis en usage, la couche corticale grise de l'organe, il n'y a aucun trouble consécutif des mouvements. Il est de même, chez quelques animaux, lorsqu'on n'atteint, au dessous de cette couche grise, que les parties les plus superficielles de la substance blanche. Ce n'est que lorsque la lésion est un peu plus profonde, que des phénomènes de perte d'équilibre, d'agitation, de défaut de coordination, se manifestent. Ces troubles n'éclatent le plus souvent que lorsque l'animal a fait, au moment même où l'on enfonce l'instrument dans le cervelet, un brusque mouvement, un sursaut, indiquant qu'on a atteint une région douée d'excitabilité. La perturbation des mouvements sont de peu de durée, lorsque la lésion est peu étendue et peu profonde ; elle se dissipe assez rapidement, comme l'a montré M. Flourens, et comme M. Dalton et R. Wagner l'ont fait voir de nouveau : mais ce n'est pas parce qu'il se fait une cicatrisation et une guérison très-promptes de la lésion ; c'est parce que

(1) Je ne pense pas que l'on puisse non plus considérer comme fournissant matière à une objection sérieuse les faits observés par M. Longet, relativement aux troubles de l'équilibre des mouvements produits par la simple section des muscles de la région cervicale postérieure dans l'opération qui a pour but de mettre à découvert l'espace atloïdo-occipital. Ces troubles sont souvent assez peu prononcés et ne ressemblent qu'imparfaitement aux désordres considérables de la locomotion déterminés par les lésions du cervelet. Du reste, je crois pouvoir les attribuer, non pas au tiraillement des pédoncules cérébraux ou de l'isthme cérébral, par suite de l'opération, mais bien à une sorte de vertige produite par cette brusque modification des conditions normales de l'attitude de la tête.

l'irritation ne tarde pas à diminuer et à cesser complétement. Enfin, il y a des troubles permanents lorsque la lésion est profonde et considérable : M. Flourens les a vus persister pendant huit mois chez un Coq, sur lequel il avait enlevé une grande partie du cervelet, et qui fut sacrifié au bout de ce temps. De même l'équilibre resta aboli chez une Poule à laquelle il avait enlevé tout le cervelet, et qui survécut quatre mois à l'opération.

Ce sont ces troubles permanents dont il faut surtout étudier la signification. Eh bien ! je crois, en me fondant sur les considérations précédentes, qu'ils sont dus, non pas à ce qu'on a rendu impossible le fonctionnement du cervelet, mais à ce qu'on a déterminé par irritation une altération particulière des fonctions des parties de l'isthme cérébral qui président aux mouvements de locomotion. Peut-être, pour que cette perturbation fonctionnelle ait lieu, faut-il que la lésion soit unilatérale, ou du moins soit plus étendue d'un côté que de l'autre. La section du cervelet faite bien exactement sur la ligne médiane ne produit pas du tout en effet le même désordre des mouvements que les lésions un peu moins profondes, mais plus étendues en largeur et empiétant plus sur une moitié de l'organe que sur l'autre. Il est difficile de se rendre compte du mécanisme par lequel se produit la perturbation fonctionnelle des parties de l'isthme que nous supposons ainsi atteintes secondairement. Il se passe peut-être là quelque chose de comparable aux modifications que subissent les propriétés des éléments de la moelle et les fonctions de cet organe, sous l'influence des lésions partielles unilatérales ; c'est-à-dire une exaltation d'un des côtés et une dépression de l'autre. Mais nous ignorons profondément ce qui en est. Toujours est-il que

les troubles produits par les lésions du cervelet ne sont pas sans analogie avec ceux que pourrait déterminer le vertige. Et il serait bien possible qu'il y eût là, quelle qu'en fût la cause prochaine, une sorte de vertige. Mais, en supposant que les lésions du cervelet produisent une sorte de vertige, doit-on, pour en revenir à l'hypothèse de M. Lussana, faire dépendre ce vertige d'un trouble de la sensibilité musculaire ? Je ne puis que vous répéter ce que je vous ai déjà dit, à savoir que rien ne le prouve. Le vertige peut très-bien être produit par une perturbation fonctionnelle des centres encéphaliques, sans qu'il y ait le moindre trouble véritable des sens spéciaux ou du sens musculaire. Du reste, les raisons que l'on peut opposer à l'hypothèse qui place dans le cervelet une faculté de coordination des mouvements, constituent également presque toutes des objections contre l'opinion qui ferait de cette partie des centres nerveux l'organe du sens musculaire.

Ce que nous venons de dire du trouble des mouvements déterminé par les lésions expérimentales du cervelet, s'applique évidemment aussi aux cas pathologiques dans lesquels on a observé l'ataxie des mouvements, produite par des altérations diverses de cet organe. Quant aux cas dans lesquels les troubles du mouvement étaient nuls ou très-légers, ils s'expliquent sans doute, tantôt parce que la lésion étant trop peu profonde, n'atteignait pas les parties excitables du cervelet; tantôt, au contraire, parce que la totalité du cervelet ayant été détruite, il ne pouvait plus y avoir de désharmonie entre les fonctions des deux moitiés de l'isthme encéphalique ; ou bien enfin, parce que les phénomènes dus à l'irritation des parties excitables du cervelet ou de ses pédoncules, n'ont duré qu'un certain temps et

ont disparu lorsque le travail morbide s'est arrêté.

En résumé, l'analyse raisonnée des faits pathologiques et des données expérimentales conduit à mettre en doute la légitimité de l'opinion qui veut faire du cervelet l'organe d'une faculté nouvelle, de la faculté de coordonner les mouvements. Le doute devient bien plus grand encore, lorsque l'on considère que les résultats obtenus chez les Mammifères et les Oiseaux, ne se montrent plus lorsque les expériences sont faites sur des Batraciens et des Poissons. On peut, en effet, enlever le cervelet sur des Grenouilles, sans produire le moindre trouble de la locomotion ; et, quant aux Poissons, de nombreuses expériences que j'ai faites avec M. Philipeaux me permettent d'affirmer que l'ablation du cervelet, pratiquée chez une Carpe ou une Tanche, ne détermine non plus aucune modification reconnaissable des mouvements de translation. Ces Poissons nagent, après l'opération, comme ils le font dans l'état normal. Mais il faut que l'on se borne à enlever la partie libre du cervelet, celle qui forme un renflement en forme de mamelon : pour peu que l'instrument se rapproche des pédoncules de l'organe, et surtout si ces pédoncules sont coupés ou blessés dans le point où ils se détachent de la moelle allongée, on provoque aussitôt un trouble considérable des mouvements. Le Poisson est agité ; il nage en tournant sur lui-même, il meut ses nageoires d'une façon désordonnée ; il y a, en un mot, des phénomènes qui rappellent ceux que l'on observe chez les Vertébrés supérieurs. Ils ne sont pas dus à l'absence du cervelet, l'expérience le démontre bien, mais à l'irritation des pédoncules cérébelleux. Or, pourquoi les Batraciens et les Poissons n'auraient-ils pas aussi un organe destiné à coordonner leurs mouvements de

locomotion? Et pourquoi cet organe ne serait-il pas le cervelet chez eux, comme chez les Oiseaux et chez les Mammifères? Que répondre à ces questions, si l'on admet que le cervelet est bien, chez les Vertébrés supérieurs, l'organe de cette faculté spéciale de la coordination et de l'équilibration des mouvements? Est-il nécessaire d'ailleurs, même chez les Mammifères et les Oiseaux, d'attribuer une pareille faculté au cervelet ? N'est-il pas prouvé que c'est dans la moelle épinière, la moelle allongée et la protubérance, que les mouvements partiels qui concourent à diverses fonctions, à la locomotion entre autres, s'enchaînent, se combinent, se coordonnent, se lient en mouvements d'ensemble, suivant l'heureuse expression de M. Flourens? Et enfin, dans l'état actuel de la science, est-il même permis d'admettre l'existence d'une faculté, d'un mode spécial d'activité organique, dont le but serait de coordonner les mouvements nécessaires pour l'attitude normale et la locomotion?

Nous pouvons donc conclure sans hésiter que le problème relatif à la nature des fonctions du cervelet est loin d'être encore définitivement résolu. Toutefois, si nous n'avons aucune notion entièrement certaine sur le rôle physiologique de cet organe, les recherches de M. Flourens ont fourni quelques données qui, bien que négatives pour la plupart, n'en présentent pas moins le plus grand intérêt. Ainsi, grâce à ces recherches, nous savons aujourd'hui que le cervelet a des fonctions, quelles qu'elles soient, différentes de celles du cerveau proprement dit. En effet, comme nous l'avons vu, le cervelet ne prend aucune part aux fonctions cérébrales proprement dites. Il paraît tout à fait étranger aux manifestations de l'instinct, de l'in-

telligence, de la volonté. De même, M. Flourens a prouvé que le cervelet ne peut pas être regardé comme le siége du *sensorium commune*. Enfin il a montré, ce qui était tout à fait ignoré avant lui, que les lésions expérimentales des parties profondes du cervelet déterminent un désordre, une désharmonie, une ataxie des plus remarquables des mouvements de locomotion. C'est à ces faits découverts par M. Flourens que se borne tout ce que nous savons de net et de certain sur la physiologie du cervelet.

VINGT-HUITIÈME LEÇON.

9 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU CERVEAU.

Notions sommaires sur la physiologie générale des éléments anatomiques du cerveau. — Fonctions des couches optiques et des corps striés. — Rôle physiologique des hémisphères cérébraux relativement à la sensibilité.

L'ordre de nos études physiologiques sur le système nerveux nous amène enfin à nous occuper du cerveau proprement dit, et des diverses parties qui, dans certains groupes zoologiques, y sont englobées plus ou moins complétement; en particulier, des couches optiques et des corps striés.

Le temps qui nous reste et le chemin que nous avons encore à parcourir ne me permettent pas de vous exposer l'état de nos connaissances actuelles sur la structure et la texture du cerveau. Cependant je ne puis me dispenser de vous en dire quelques mots, et d'établir aussi très-rapidement quelques données de physiologie générale, relatives aux éléments anatomiques du cerveau.

Le cerveau proprement dit (lobes ou hémisphères céré-

braux) est composé, comme vous le savez, de substance blanche constituant deux masses médullaires très-volumineuses, et de substance grise formant une couche d'une certaine épaisseur à la surface des masses médullaires. Je n'entrerai pas, je viens de vous le dire, dans des détails de texture qui nous entraîneraient très-loin, détails qui, d'ailleurs, — pourquoi ne pas l'avouer ? — ne pourraient être exposés qu'avec la plus grande réserve. De même qu'en physiologie nous sommes bien loin de l'opinion d'Aristote qui considérait le cerveau comme un viscère inerte, exsangue et froid, n'ayant d'autre utilité que de réfrigérer le cœur ; de même, en anatomie, nous sommes tout aussi éloignés de l'opinion de Buffon qui regardait le cerveau, ou plutôt la cervelle, ainsi qu'il l'appelait avec une sorte de dédain, comme une espèce de mucilage à peine organisé. Et cependant Buffon avait été précédé par Willis, par Vieussens, par Pourfour du Petit, par Sténon ! Aujourd'hui, nous savons que la texture du cerveau est extrêmement compliquée, et tous ceux qui ont cherché à démêler par eux-mêmes cette texture, ont appris de quelles difficultés une pareille étude est hérissée, et jusqu'à quel point on peut admettre sans hésitation les résultats par trop nets, obtenus par d'heureux anatomistes.

Il y a cependant un certain nombre de faits bien établis. Il en est un, entre autres, qui est tout à fait certain et qui a une grande importance. Il est incontestable que toutes les fibres qui sont en rapport par une de leurs extrémités avec tel ou tel point de l'écorce grise cérébrale, ne vont pas se rendre aux corps striés ou aux couches optiques, ou n'en proviennent pas. Il suffirait déjà, pour s'en convaincre, de comparer le volume de la masse médullaire

d'un des hémisphères cérébraux aux volumes des faisceaux qui naissent ou se terminent dans les couches optiques et les corps striés. Mais les recherches faites sur des cerveaux durcis dans l'alcool, le prouvent encore mieux, en montrant qu'un très-grand nombre de ces fibres se rendent d'une région de l'écorce grise d'un hémisphère à une autre région du même hémisphère, ou à l'écorce grise de l'autre hémisphère, en contribuant à constituer le corps calleux ou les autres commissures. On peut donc se représenter chaque hémisphère cérébral comme une masse nerveuse, composée de substance grise et de substance blanche, et dans laquelle naissent ou se terminent des fibres qui se terminent ou naissent par l'autre extrémité dans le corps strié et la couche optique du côté correspondant ; la masse cérébrale proprement dite d'un côté étant reliée à celle de l'autre côté par d'innombrables fibres commissurales.

Quant à la substance grise, on sait très-bien aujourd'hui qu'elle n'est pas homogène dans toute son épaisseur, et Vicq d'Azyr ne l'ignorait pas. M. Baillarger a décrit dans l'écorce grise six couches superposées, alternativement blanches et grises, dont la première, la plus superficielle, est blanche. Cette substance est formée d'une matière amorphe, grenue, dont la nature n'est pas bien déterminée, substance au milieu de laquelle se voient des noyaux et de nombreuses cellules nerveuses, de petites dimensions, multipolaires. Chez l'Homme, ces cellules contiennent, dès l'âge adulte, de fines granulations pigmentaires, faiblement colorées, qui augmentent progressivement avec l'âge et qui sont, en général, très-nombreuses dans la vieillesse. On a prétendu que, dans la démence sénile, on trouvait, entre

autres modifications du cerveau proprement dit, une accumulation considérable de ces granulations mêlées à des granulations graisseuses ; mais je me suis assuré plusieurs fois que les cellules de la substance grise des circonvolutions, examinées comparativement chez des vieillards déments et chez des vieillards sains d'esprit, n'offraient pas de caractères réellement distinctifs chez les premiers (1). Je ne dirai rien des relations des prolongements de chaque cellule cérébrale, soit avec les fibres des masses blanches recouvertes par la substance grise, soit avec les prolongements d'autres cellules ; car les difficultés, que nous avons déjà signalées pour la constatation de ces relations dans d'autres régions du système nerveux, sont ici bien plus grandes encore.

La physiologie du cerveau comprend, comme celle des autres parties du myélencéphale, deux questions principales à examiner. Il s'agirait de déterminer: 1° les propriétés physiologiques des éléments anatomiques du cer-

(1) On sait que la sénilité produit une tendance au développement de granulations graisseuses dans la plupart des éléments anatomiques. Non-seulement on trouve des granulations de ce genre dans les cellules cérébrales; mais il est bien plus fréquent encore d'en rencontrer dans les artérioles du cerveau. J'ai montré qu'un état graisseux plus ou moins prononcé des artérioles cérébrales s'observe même chez certains Mammifères, le Chien par exemple, à partir de l'âge adulte. Chez l'Homme, on voit encore assez souvent, dans un âge très-avancé, des granulations graisseuses se déposer dans les faisceaux musculaires primitifs ; et cette altération, accompagnée ou non d'augmentation du pigment musculaire et de multiplication des noyaux du sarcolemme, peut atteindre un degré tel, dans les membres inférieurs, — où elle se montre surtout, quelquefois même exclusivement, — qu'elle détermine une paralysie plus ou moins complète de ces membres.

veau ; 2° les fonctions du cerveau. Ces deux questions sont profondément obscures ; mais, à tout prendre, la première est encore plus impénétrable que la seconde.

On doit étudier séparément les deux sortes de substance du cerveau, par rapport aux propriétés et aux fonctions.

Nous ne pouvons rien affirmer touchant les propriétés des fibres nerveuses qui constituent la substance blanche du cerveau ; mais une analogie très-naturelle nous autorise, je crois, à penser que ces propriétés sont semblables, au fond, aux propriétés physiologiques des fibres nerveuses des nerfs. Je crois donc ne pas trop m'avancer en présumant que leur propriété physiologique est la neurilité. Que cette neurilité soit ici un peu modifiée, cela est possible, probable même ; mais la différence ne doit pas aller jusqu'à légitimer une autre désignation. Il n'y a pas lieu, en tout cas, de supposer que ces éléments jouent un rôle autre que celui de conducteurs. Ici, évidemment, comme dans toutes les autres parties du système nerveux, l'activité spéciale appartient à la substance grise.

Quant à la fonction des fibres de la masse médullaire des hémisphères cérébraux, il est clair qu'elle est toute particulière, et en rapport avec les phénomènes qui se passent ou doivent se passer dans les territoires de substance grise dans lesquels elles naissent ou se terminent. On peut même admettre que, tandis que la propriété de toutes ces fibres est la même, leurs fonctions varient au contraire suivant leurs relations initiales et terminales. Ainsi, on ne peut pas douter, me semble-t-il, que les fibres qui relient ensemble deux régions de l'écorce grise d'un même hémisphère, ne doivent pas remplir les mêmes fonctions que celles qui mettent en rapport les points symétriques des

deux hémisphères, ni que celles qui vont du corps strié ou de la couche optique d'un côté à tel ou tel point de l'écorce grise du même côté. Ces dernières fibres doivent surtout servir à mettre à la disposition de l'écorce grise les sensations qui se sont achevées dans l'isthme encéphalique, et à transporter aux éléments de cet isthme les réactions plus ou moins médiates produites dans la substance grise corticale par ces sensations, ainsi que les diverses incitations centrifuges déterminées par les processus fonctionnels du cerveau. Aller plus loin dans la voie des présomptions, ce serait quitter le probable et le vraisemblable pour le possible, et se lancer dans la voie des hypothèses, sans espoir d'arriver à aucune conception satisfaisante.

Lorsque j'ai dit que la question relative aux propriétés des éléments anatomiques du cerveau était plus profondément obscure que celle qui a rapport aux fonctions de ce centre nerveux, je pensais surtout à l'écorce grise des hémisphères cérébraux. Comment, en effet, se faire une idée quelque peu nette des propriétés physiologiques des éléments de cette écorce? Il est clair que tous les phénomènes de l'intelligence sont des manifestations de l'activité de ces éléments ; mais quelles peuvent être les propriétés en vertu desquelles se produisent les divers modes d'activité de ces éléments? Nous n'en savons rien, absolument rien. Nous concevons, jusqu'à un certain point, qu'un des modes d'activité des éléments de la substance grise du cerveau consiste dans la transformation des sensations en idées, et c'est sans doute là l'action physiologique primitive qui sert de point de départ à toutes les autres. Une autre aptitude, tout aussi incompréhensible, nous apparaît encore comme un des attributs physiologiques les

plus fondamentaux des éléments de cette substance ; c'est la mémoire. Il y a une sorte de modification produite dans les éléments de la substance grise du cerveau par le travail de formation des idées, et cette modification est telle, que des idées qui ont disparu depuis un temps plus ou moins long, renaissent sous l'influence de la mise en activité de ces éléments, lorsqu'elle a lieu de telle ou telle façon particulière. Mais l'activité de ces éléments peut produire des phénomènes plus complexes, car c'est évidemment à son jeu varié, aux synergies de diverses régions mises en relation par des fibres unissantes, aux communications d'incitation de points à d'autres, ou aux modifications successives provoquées les unes par les autres dans les mêmes éléments, que sont dus tous les merveilleux phénomènes que l'on réunit sous le nom de phénomènes intellectuels. A un moment ou à un autre de ces développements d'activité, surviennent des réactions, soit les volitions, soit l'attention qui n'en est qu'un mode ; d'autres fois, il n'y a pas de phénomène réactionnel de ce genre, et les divers processus intellectuels peuvent se dérouler, comme dans les phénomènes de la réflexion et de la méditation, chaque pas en amenant un autre, par un entraînement machinal qui, orienté d'une certaine façon par le point de départ ou par le but à atteindre, subit souvent les plus grandes déviations.

Ai-je besoin de vous répéter que le mécanisme de ces divers phénomènes nous est complétement inconnu. Qui serait assez téméraire pour parler autrement? Et d'ailleurs, en quoi pourrions-nous nous étonner d'une si complète ignorance sur cette partie de la physiologie, lorsque nous sommes obligés de reconnaître que nous ne sommes pas

plus avancés pour le mécanisme de l'action des autres régions du myélencéphale? Savons-nous par quel mécanisme les excitations centripètes produisent dans la moelle les réactions appropriées, adaptées, dont nous avons parlé ailleurs? Savons-nous comment les impressions se transforment en sensations et donnent lieu à des réactions sensitivo-motrices? Et cependant il s'agit, en apparence, de phénomènes beaucoup plus élémentaires que ceux qui se manifestent par la mise en activité de la substance grise du cerveau.

Une dernière remarque qui me paraît devoir vous être présentée, c'est que jusqu'ici on n'a pu trouver la moindre différence constante entre les éléments des diverses régions de la couche corticale du cerveau proprement dit, de telle sorte que l'anatomie, réduite à ses propres ressources, ne saurait autoriser une division de la couche corticale en départements distincts. Nous verrons plus tard ce qu'il faut penser des efforts que l'on a faits pour établir une division de ce genre, à l'aide de données tirées de l'expérimentation, de l'anatomie comparée et de l'observation pathologique. De même, on ne saurait tirer des études histologiques un indice quelconque, permettant d'inférer que les diverses manifestations intellectuelles résultent chacune de l'activité d'éléments particuliers, différents des autres.

Avant d'aborder l'étude du rôle physiologique du cerveau, je dois ajouter encore quelques détails à ce que je vous ai dit dans une autre leçon, en parlant des pédoncules cérébraux, sur les rapports qui existent entre le cerveau proprement dit et la moelle épinière. Les rapports peuvent avoir lieu de deux façons : soit par des fibres qui iraient

directement de la moelle épinière au cerveau ou du cerveau à la moelle, soit par des fibres qui n'uniraient le cerveau qu'à la protubérance ou au bulbe rachidien, tandis que d'autres fibres parties de ces régions de l'encéphale et allant à la moelle, compléteraient la communication.

Ces deux modes de relations existent incontestablement, et les faits d'anatomie pathologique me paraissent le prouver très-nettement. En effet, j'ai vu des cas de lésions anciennes et assez étendues de certaines parties du cerveau, des couches optiques en particulier, cas dans lesquels on trouvait une atrophie très-manifeste du pédoncule cérébral correspondant, sans qu'il y eût d'atrophie de l'une ou l'autre des pyramides antérieures, ni d'une partie quelconque de la moelle épinière. L'atrophie, dans sa marche descendante, se terminait dans la protubérance annulaire. D'autre part, j'ai déjà insisté sur les faits qui montrent la réalité de l'autre mode de relation. Nous avons vu que, dans des cas de lésions anciennes des corps striés, on trouve souvent une atrophie du pédoncule cérébral, de la moitié de la protubérance annulaire et de la pyramide antérieure du côté correspondant (1) et d'une partie limitée du faisceau latéral de la moelle du côté op-

(1) On pourrait citer plusieurs de ces faits à l'appui de ceux que j'ai invoqués contre l'opinion d'après laquelle les pyramides antérieures serviraient, seules parmi les faisceaux du bulbe rachidien, à la transmission des incitations volontaires. On voit des individus atteints d'hémiplégie devenue incomplète, et chez lesquels la nécroscopie révèle plus tard une atrophie à peu près totale d'une des pyramides antérieures, marcher à l'aide d'une canne et exécuter assez facilement, avec le membre inférieur du côté paralysé, les divers mouvements qu'on leur indique. Les mouvements volontaires du membre supérieur, quoique plus difficiles, comme d'ordinaire, peuvent également être encore possibles, dans de certaines limites.

posé (1). Les lésions des couches optiques donnent moins souvent lieu à des atrophies descendantes. Cependant j'en ai observé plusieurs exemples. Dans quelques cas, l'atrophie, comme je l'ai dit, s'arrêtait dans la protubérance ; mais j'ai vu aussi, dans d'autres cas, l'atrophie atteindre la pyramide antérieure correspondante, — moins complétement il est vrai que lorsque la lésion siége dans les corps striés, — et descendre dans la moelle, en diminuant progressivement d'étendue, comme il arrive dans tous les faits d'atrophie descendante produite par les lésions cérébrales. L'atrophie de la moelle ne portait pas sur les mêmes points que lorsqu'il s'agit d'une lésion des corps striés. C'était la partie antérieure du faisceau latéral du côté opposé qui était atteinte, tandis que, dans l'autre cas, c'est la partie postérieure.

Ainsi, les fibres qui établissent une communication directe entre la moelle épinière et le cerveau vont aux corps striés et aux couches optiques ou en proviennent ; mais est-ce là leur point d'origine ou leur point de terminaison, et n'en est-il pas parmi ces fibres, qui iraient directement dans le noyau blanc des hémisphères et de là dans leur couche corticale grise ?

Je dois dire que, dans l'immense majorité des cas, les lésions des noyaux blancs des hémisphères cérébraux et celles de la substance grise des circonvolutions, quelque étendues qu'elles soient, ne déterminent point d'atrophie

(1) J'ai dit, en parlant de ces atrophies descendantes, que l'on n'observait qu'exceptionnellement, en même temps que l'atrophie du faisceau latéral de la moelle du côté opposé, une légère atrophie du faisceau antérieur du côté correspondant. De nouveaux faits, étudiés très-attentivement, m'ont convaincu que cette atrophie du faisceau antérieur du côté correspondant n'est pas aussi rare que je l'avais pensé d'abord.

descendante de l'isthme de l'encéphale, ni de la moelle épinière, si les corps striés ou les couches optiques ne sont pas atteints. Cependant j'ai vu, dans quelques cas, des lésions situées en dehors d'un des corps striés, mais très-près de ce renflement, déterminer, lorsqu'elles étaient assez considérables, une atrophie descendante, analogue à celle que produisent les lésions des corps striés, mais atteignant beaucoup moins d'éléments. Il paraît donc y avoir des fibres des pédoncules cérébraux qui vont directement dans l'hémisphère cérébral proprement dit, du côté correspondant, soit qu'elles passent au-dessous des corps striés, soit qu'elles les traversent.

Mais il n'en est certainement pas ainsi de la grande majorité des fibres de ces pédoncules. Les recherches anatomiques ont démontré, en effet, que les fibres des pédoncules cérébraux se terminent ou commencent dans les corps striés et les couches optiques. « On peut, dit M. Kölliker, en parlant des fibres pédonculaires qui pénètrent dans les corps striés, considérer comme un fait certain que ces fibres se terminent là, et qu'elles ne se prolongent nullement dans la substance médullaire des hémisphères. » Lorsqu'il parle des fibres provenant des pédoncules et qui plongent dans les couches optiques, il est non moins explicite. « Tout ce que je me crois en droit de déduire de mes recherches, dit-il, c'est que ces fibres, ou, du moins, beaucoup d'entre elles, ne se continuent pas avec la masse médullaire des hémisphères. » Ce sont là évidemment des faits très-importants qui nous donnent, comme le dit encore M. Kölliker, « la confirmation anatomique de cette séparation soupçonnée depuis longtemps entre la sphère animale et la sphère psychique des organes centraux,

» et nous expliquent pourquoi l'irritation de la substance » blanche des hémisphères ne détermine ni douleurs, ni » mouvements. » Les recherches anatomiques de M. Kölliker ont été confirmées par plusieurs auteurs, entre autres par M. Wagner. Les faits d'anatomie pathologique sur lesquels je viens d'appeler votre attention me paraissent leur donner une sanction définitive.

Cette manière de voir conduit nécessairement à admettre que les fibres qui sortent des corps striés ou des couches optiques pour se diriger vers la substance grise corticale des hémisphères cérébraux, ont bien réellement, presque toutes, leurs origines ou leurs terminaisons dans ces renflements nerveux. Mais il ne faudrait pas en conclure, à priori, que les lésions, soit des corps striés ou des couches optiques, soit de la substance grise des circonvolutions, détermineront forcément une atrophie secondaire d'un certain nombre de ces fibres. On se tromperait complétement. Rien n'est plus rare que l'atrophie secondaire des fibres de la masse médullaire des hémisphères cérébraux. Les lésions les plus étendues de la substance grise des circonvolutions peuvent exister isolément, sans que les fibres, qui se rendent à la partie altérée ou en proviennent, subissent la moindre dégénération ; il en est de même, en sens inverse, des lésions étendues des corps striés et des couches optiques. On a décrit cependant des altérations secondaires des circonvolutions, que l'on prétendait produites sous l'influence de lésions des corps striés ; mais je n'hésite pas à vous dire qu'on a transformé de simples coïncidences en conséquences véritables. J'ai observé un grand nombre de faits de ramollissement ou d'hémorrhagie d'ancienne date, soit des corps striés, soit des couches optiques, soit de l'écorce grise

des hémisphères ; mon ami M. le docteur Charcot en a observé également un nombre considérable : nous sommes arrivés chacun de notre côté au même résultat ; à savoir, que le rapport qu'on a voulu établir n'existe pas en réalité. Dans la plupart de nos faits, les lésions des corps striés ou des couches optiques existaient seules, c'est-à-dire sans qu'il y eût la moindre altération de l'écorce grise du cerveau, ou réciproquement, une région plus ou moins large de cette écorce offrait un ramollissement déjà ancien, sans que les corps striés ou les couches optiques offrissent la moindre modication appréciable. Dans quelques cas seulement, nous avons trouvé des lésions dans les deux sortes de parties : or, tantôt l'une des lésions était très-ancienne et l'autre tout à fait récente ; tantôt on ne pouvait reconnaître le moindre rapport entre le siége de la lésion corticale et celui de la lésion du corps strié. Dans les seuls et bien rares cas où l'on pouvait, sans trop forcer les vraisemblances, supposer une certaine relation entre le point altéré de la couche corticale d'un des hémisphères et l'endroit où siégeait la lésion du corps strié, il n'y avait réellement aucune différence entre cette dernière lésion, sous quelque rapport que ce fût, et celles que nous avions trouvées dans bien d'autres cas où les couches corticales des hémisphères étaient restées saines. De plus, toute la partie de la masse médullaire située entre les deux lésions, était restée complétement saine, et cette action atrophique, à distance, d'un amas de substance grise sur un autre, est bien difficile à admettre, dans l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet (1).

(1) On pourrait, il est vrai, invoquer, à l'appui de la manière de voir que

Ainsi, les corps striés et les couches optiques sont des renflements constitués essentiellement par des amas de substance grise dans lesquels paraissent se terminer ou naître les fibres pédonculaires, et dans lesquels un nombre considérable de fibres destinées à l'écorce grise du cerveau naissent ou se terminent, selon toute vraisemblance.

je mets en doute, des faits qui, au premier abord, paraissent établir cette influence à distance d'une partie centrale du système nerveux sur une autre partie centrale. Je veux parler de ces cas remarquables dont M. Cruveilhier, Cazauvielh, Schröder van der Kolk, M. Charcot, M. Turner et d'autres, ont relaté des exemples, et dans lesquels l'atrophie d'un des hémisphères cérébraux coïncidait avec l'atrophie de l'hémisphère cérébelleux du côté opposé. Mais il faut bien remarquer que, dans ces cas, les faisceaux qui mettent en rapport ces deux parties de l'encéphale, soit directement par la décussation des pédoncules antérieurs du cervelet, soit indirectement par l'intermédiaire du bulbe rachidien et de la moelle, étaient eux-mêmes atrophiés ; que l'atrophie portait sur tous les éléments du cervelet, et qu'il s'agissait par conséquent d'une propagation du travail atrophique de proche en proche, plutôt que d'une influence à distance. Ajoutons que les faits dont nous parlons ne sont pas entièrement comparables, sous un autre rapport, à ceux qui sont en discussion : car, dans les cas d'atrophie croisée du cerveau et du cervelet, il s'agit presque toujours, sinon constamment, d'une lésion du cerveau proprement dit, datant de la première enfance, comme point de départ du travail d'atrophie ; et la réduction du volume d'une moitié du cervelet peut tenir, non-seulement à ce processus morbide, mais aussi à un arrêt de développement.

Disons toutefois, en passant, qu'il semble y avoir réellement une sorte de sympathie croisée entre le cerveau proprement dit et le cervelet, et que, lorsque ces deux parties se trouvent atteintes toutes deux d'hémorrhagie ou de ramollissement, soit au même moment, soit à des époques différentes, le plus souvent c'est dans un des hémisphères cérébraux et dans l'hémisphère cérébelleux du côté opposé que l'on trouve les lésions. Du moins, c'est là ce qui ressort très-nettement des faits que j'ai recueillis à la Salpêtrière.

Ces renflements sont donc des parties intermédiaires au cerveau proprement dit et à l'isthme de l'encéphale, et leurs fonctions sont sans doute différentes de celles du cerveau. Mais il faut bien avouer que l'on n'a que des données très-incomplètes sur la nature de leurs fonctions.

Occupons-nous d'abord des couches optiques. Lorsqu'on agit sur ces renflements de façon à rechercher s'ils sont excitables par les moyens dont nous disposons, on arrive, comme l'a dit M. Longet, à des résultats négatifs. Cependant c'est à la condition que l'on n'enfonce pas l'instrument trop profondément, car alors on atteint les faisceaux pédonculaires et l'on peut observer des mouvements convulsifs et des signes de douleur.

Le nom que portent les couches optiques montre qu'on leur a attribué tout d'abord une influence importante sur la vision. Cette opinion reposait sur les relations que l'on avait cru trouver entre les nerfs optiques et les couches optiques. La vérité est que ces relations sont bien loin d'être telles qu'on les avait supposées. Les nerfs optiques ne tirent point leur origine de ces renflements, comme j'ai déjà eu occasion de le dire ; ou, du moins, ils ne contractent des relations de ce genre qu'avec les corps genouillés externes. Chez beaucoup de Mammifères, on voit bien chaque bandelette optique s'étaler sur la partie la plus externe de la couche optique correspondante, avant d'aller se rendre au tubercule antérieur du même côté. Mais les fibres des bandelettes optiques ne font que passer sur les couches optiques sans y prendre origine. Leurs véritables foyers d'origine, chez la plupart des Mammifères, peut-être chez tous, sont, je le répète, les tubercules quadrijumeaux

antérieurs. Chez l'Homme, les lésions des couches optiques ne sont pas rares, et elles ne paraissent pas avoir d'influence directe et constante sur la vision.

On a voulu faire des couches optiques le siége du *sensorium commune ;* cette opinion compte au nombre de ses partisans Todd et M. Carpenter. On pensait que les fibres des faisceaux postérieurs de la moelle allaient se rendre et se terminer dans les couches optiques, et l'on en concluait tout naturellement que ces renflements devaient être les foyers principaux de la sensibilité. Ce que nous avons vu de la marche et des relations terminales des fibres des racines postérieures suffit pour vous montrer que le fait anatomique, qui servait de point de départ à l'opinion en question, était tout à fait inexact. Mais cette réfutation ne saurait suffire ; car cette opinion, quoique fondée sur un fait erroné, pourrait être cependant l'expression de la vérité. Nous avons deux moyens de nous éclairer sur ce point, d'abord l'expérimentation, et ensuite l'observation pathologique. Or, la manière de voir de Todd et de M. Carpenter est condamnée par les résultats de l'une et de l'autre. En effet, les lésions expérimentales des couches optiques n'affaiblissent point la sensibilité, et elle survit même à l'ablation de ces renflements. D'autre part, les altérations pathologiques des couches optiques ne paraissent pas avoir non plus d'influence spéciale sur la sensibilité. J'ai vu un assez grand nombre de lésions (hémorrhagie ou ramollissement) des couches optiques; j'ai prêté une attention toute particulière à l'examen de ce point de physiologie pathologique ; et, pour moi, il est hors de doute que ces lésions, lorsqu'elles sont bien limitées dans les couches optiques, et qu'elles ne sont pas accompagnées d'autres

lésions, peuvent ne pas déterminer la moindre diminution de la sensibilité, et que, lorsque la sensibilité est légèrement affaiblie, elle ne l'est pas plus que dans certains cas de lésions des corps striés (1).

Les lésions des couches optiques déterminent surtout des paralysies de la motilité. Ce résultat a été souvent observé chez l'Homme, et l'on a reconnu que l'effet de ces lésions est croisé ; c'est-à-dire qu'une hémorrhagie ou un ramollissement ayant lieu dans une couche optique, c'est la moitié du corps du côté opposé qui est frappée de paralysie.

Saucerotte avait admis que la paralysie était, dans ces cas, plus prononcée dans le membre antérieur que dans le membre postérieur ; et cette manière de voir a été adoptée par M. Serres, et plus récemment elle a été admise par M. Schiff, mais avec des réserves. Pour nous, cette opinion nous paraît avoir été réfutée d'une façon péremptoire par M. Longet, qui a montré que les lésions expérimentales des couches optiques, produites chez les Mammifères, n'influent pas plus sur les membres antérieurs que sur les membres postérieurs, et par M. Andral, dont les relevés cliniques sont aussi en désaccord avec cette opinion. Il est vrai cependant que, dans des expériences faites sur les couches optiques, l'on observe un affaiblissement plus grand des membres antérieurs que des postérieurs ; c'est un fait que j'ai vu souvent : mais il n'y a là rien de spécial aux couches optiques ; toutes les lésions

(1) Il n'est pas rare de voir des individus frappés d'hémiplégie depuis assez longtemps et chez lesquels la sensibilité est ou paraît absolument intacte. Une diminution de la sensibilité, souvent à peine appréciable, s'observe surtout lorsque la lésion se rapproche des expansions pédonculaires et lorsqu'elle est très-étendue.

de l'encéphale en sont là. De même aussi, les altérations pathologiques d'une des couches optiques peuvent déterminer une paralysie plus prononcée dans le bras du côté opposé que dans le membre inférieur. L'individu atteint d'hémiplégie pourra arriver à marcher et par conséquent à se servir de son membre inférieur du côté paralysé, alors que les mouvements du membre supérieur seront encore impossibles. Mais ici également, il ne s'agit pas d'une particularité propre aux lésions des couches optiques; les mêmes effets s'observent à la suite de toutes les lésions encéphaliques.

Enfin, on a observé que les lésions d'une des couches optiques déterminent des mouvements de rotation en manége. La rotation a lieu, d'après M. Schiff, soit vers le côté lésé, soit vers le côté opposé, selon que la lésion porte sur la partie antérieure ou sur la partie postérieure de la couche optique.

Ce sont là les seules notions que nous ayons sur la physiologie des couches optiques, et il ne faudrait pas nous faire illusion sur leur valeur. En y regardant d'un peu près, vous reconnaîtrez facilement qu'en somme, nous ne savons rien des fonctions spéciales des couches optiques.

Nous sommes dans la même ignorance profonde relativement aux fonctions des corps striés.

Nous savons que ces corps ne sont pas excitables, et qu'il n'y a des mouvements convulsifs et de la douleur que lorsqu'on plonge l'instrument jusque dans les pédoncules cérébraux ; nous savons encore que les lésions de ces corps produisent une hémiplégie du mouvement, que cette hémiplégie est croisée : mais quelles données ces notions

nous fournissent-elles sur les fonctions véritables de ces volumineuses masses de substance grise?

Saucerotte avait pensé que les corps striés avaient une influence plus marquée sur les membres postérieurs que sur les antérieurs; mais cette opinion, qui faisait le pendant de celle qu'il avait émise sur l'action physiologique des couches optiques, est tout aussi inexacte, et ne pourrait même pas, comme celle-ci, réunir en sa faveur quelques faux-semblants de preuves.

Willis plaçait le *sensorium commune* dans les corps striés; mais les arguments sur lesquels il s'appuyait n'avaient aucune valeur sérieuse; et d'ailleurs on a reconnu, soit par l'expérimentation, soit par les observations pathologiques, que cette hypothèse est complétement inexacte.

Todd et M. Carpenter ont voulu faire des corps striés les organes incitateurs du mouvement, parce que les faisceaux antéro-latéraux de la moelle vont se mettre en rapport avec ces corps. Il est certain en effet, et nous avons insisté ailleurs sur ce fait, qu'un certain nombre des fibres des faisceaux antéro-latéraux vont jusqu'aux corps striés, et l'on ne saurait par conséquent se refuser à admettre que les corps striés doivent avoir une influence considérable sur les mouvements des animaux. Mais de quelle nature est cette influence? c'est ce qui est impossible à déterminer. Lorsque, sur un jeune animal, on enlève seulement les hémisphères cérébraux, sans léser les corps striés, les mouvements de locomotion peuvent encore avoir lieu d'une façon spontanée en apparence; mais, en faisant cette expérience, on laisse toujours intacte la partie des hémisphères sur laquelle les corps striés reposent, de telle sorte qu'il est possible que la spontanéité, si elle existe encore

réellement, dépende de cette partie des hémisphères et non des corps striés. D'autre part, lorsque ces corps sont enlevés, l'animal se tient encore facilement sur ses pattes, se relève lorsqu'on le renverse, exécute des mouvements de locomotion lorsqu'on excite une partie sensible de son corps ou lorsqu'on le pousse; quelquefois même il fait plusieurs pas sans qu'on l'ait soumis à aucune excitation. Il en est encore ainsi, même lorsque les couches optiques sont enlevées, bien que d'ordinaire il y ait alors un affaiblissement plus grand.

On conçoit donc qu'on n'ait pas réussi jusqu'à présent à démêler la part d'influence que les corps striés peuvent avoir dans le mécanisme de la motilité.

Je ne parle ni de l'influence rétropulsive que Magendie attribuait aux corps striés sur la direction des mouvements de locomotion, ni de l'assertion de Chaussier qui y faisait naître les nerfs olfactifs (1). Ce sont là, comme l'a fait voir M. Longet, des opinions tout à fait illusoires.

— Nous arrivons maintenant au cerveau proprement dit,

(1) Il est possible que l'on observe, dans des cas de lésions des corps striés, une perte plus ou moins complète de l'odorat : mais il s'agira bien certainement alors d'une simple coïncidence. Il n'est pas absolument rare de trouver l'odorat tout à fait aboli, surtout chez des sujets âgés, et le plus souvent, sans qu'il y ait la moindre lésion de l'encéphale. L'examen des processus olfactifs montre, d'ordinaire, dans ces cas, qu'ils sont devenus grisâtres, à demi transparents ; et le microscope fait constater une atrophie quelquefois complète de ces processus. On n'y aperçoit plus de fibres nerveuses ; il n'y a qu'un tissu conjonctif fibrillaire parsemé en général d'innombrables corpuscules amyloïdes. J'ai signalé un cas de ce genre à M. Prévost, l'interne de mon service, qui en a fait le sujet d'une communication à la Société de biologie.

que nous considérons comme formé exclusivement par les deux hémisphères cérébraux et par les commissures qui les unissent l'un à l'autre (corps calleux, voûte à trois piliers, commissure antérieure). Je ne dirai qu'un mot sur la physiologie de ces commissures, en prenant le corps calleux pour type, bien qu'il n'existe pas dans toutes les classes de Vertébrés, et qu'il soit bien réduit chez certains Mammifères.

On sait que Lapeyronie plaçait le siége de l'âme dans le corps calleux. Cette opinion avait été adoptée par divers auteurs, entre autres par Saucerotte. Cet expérimentateur avait coupé le corps calleux dans toute sa longueur sur des Chiens : il y avait eu des convulsions au moment de la section, puis les animaux étaient tombés dans une léthargie profonde. Il est assez difficile, pour le dire en passant, de comprendre la relation que Saucerotte pouvait trouver entre les effets qu'il avait observés et la détermination du siége de l'âme. Quoi qu'il en soit, il n'était pas inutile de rechercher d'abord si la section du corps calleux donne bien d'une façon constante les résultats qu'il avait obtenus. Or, les expériences de Lorry, de Magendie, de M. Flourens, de M. Serres et de M. Longet ont montré que cette opération a, sur les mouvements et l'état général de l'animal, une influence immédiate beaucoup moins grande que ne l'avait admis Saucerotte. Nous avons fait plusieurs fois aussi, M. Philipeaux et moi, la section complète d'avant en arrière du corps calleux, sur des Chiens et des Lapins; et nous avons vu les mouvements volontaires persister dans les membres des deux côtés : quelquefois même les animaux pouvaient encore faire quelques pas. D'autre part, on a cité des cas d'absence ou d'atrophie

considérable du corps calleux chez l'Homme, dans lesquels la sensibilité et la motilité volontaire étaient conservées.

Treviranus avait cru que le corps calleux servait à unifier les fonctions des deux hémisphères et permettait ainsi les comparaisons. Mais cette opinion, au moins dans ce qui est relatif aux comparaisons, n'a aucun fondement. Il est certain, en effet, que la faculté de comparaison, qui est une des plus élémentaires parmi les facultés intellectuelles, existe, à des degrés divers, chez tous les Vertébrés supérieurs. Cependant il y a des Mammifères chez lesquels le corps calleux fait presque entièrement défaut; il en est ainsi chez le Wombat, par exemple, et chez les autres Marsupiaux (R. Owen). Chez les Oiseaux, dont l'intelligence est, en général, plus développée que celle d'un grand nombre de Mammifères, le corps calleux manque complétement, selon certains auteurs, ou bien, s'il existe, représenté, comme l'admettent d'autres anatomistes, par les quelques fibres qui vont d'un des hémisphères à l'autre, il est évidemment réduit à tel point qu'il ne saurait avoir aucune importance fonctionnelle. D'autre part, même chez l'Homme, on a vu les facultés intellectuelles subsister à un certain degré, un des hémisphères cérébraux étant considérablement altéré, ou dans des cas d'absence de corps calleux. D'ailleurs, l'opinion de Treviranus mérite-t-elle même d'être discutée? N'est-il pas clair, comme le dit Dugès, que ce n'est pas entre des idées venant de droite et de gauche que se fait la comparaison, mais bien entre des idées successives ?

On ne sait donc point au juste quelles peuvent être les fonctions du corps calleux. Toutefois, il est probable qu'il

doit servir à l'harmonisation des manifestations d'activité des deux hémisphères cérébraux, et qu'il doit permettre à l'un des hémisphères de suppléer plus facilement l'autre hémisphère, dans le cas où celui-ci, par suite d'une lésion étendue, serait frappé d'incapacité fonctionnelle plus ou moins marquée.

— Les hémisphères cérébraux sont les parties les plus nobles du système nerveux central, celles auxquelles sont dévolues les fonctions les plus élevées d'innervation. Plus les phénomènes instinctifs et surtout intellectuels deviennent compliqués, plus ces organes prennent de la prépondérance; et c'est chez l'Homme qu'ils acquièrent leur plus haut degré de développement organique et fonctionnel. Nous allons étudier successivement les fonctions des hémisphères au point de vue des phénomènes de sensibilité, des mouvements volontaires, et enfin de l'instinct et de l'intelligence. Nous essayerons de déterminer, aussi exactement que possible, leur rôle physiologique, et nous verrons que ce rôle, limité comme il doit l'être, gagne en dignité, si l'on peut ainsi dire, ce qu'il perd en étendue.

Mais avant d'aborder ces questions, je dois placer sous vos yeux ces animaux auxquels j'ai enlevé le cerveau proprement dit. Dans le courant de la discussion que nous allons aborder ensemble, nous aurons ainsi en présence de nous des exemples qui nous permettront de vérifier l'exactitude des propositions que nous serons conduits à établir.

Les diverses classes des Vertébrés sont représentées sur cette table. Voici un Lapin, un Coq, un Pigeon, une Tortue, une Grenouille et enfin un Poisson. Si nous laissons de côté le Poisson pour un moment, vous devez être frappés dès

à présent d'un fait très-remarquable, à savoir, de l'attitude de ces animaux. On les a placés sur la table ; ils y restent sans faire un pas, sans chercher à fuir, et ils conservent l'attitude normale. Vous voyez toutefois ce Pigeon exécuter de temps à autre quelques mouvements sur lesquels j'aurai l'occasion de revenir, et qui sont causés en partie par l'irritation de la plaie. Mais entrons dans notre sujet et commençons par la sensibilité.

a. *Rôle des hémisphères cérébraux relativement à la sensibilité.* — Les impressions périphériques font entrer en activité les appareils terminaux du nerf sensitif, et ces appareils réagissent à leur façon, en excitant les fibres nerveuses. Celles-ci, entrant à leur tour en activité, vont exciter le noyau de substance grise dans lequel elles se terminent : l'excitation varie suivant le degré et le caractère de l'impression ; quant à l'influence que le noyau d'origine va exercer sur les centres de la sensibilité, elle variera suivant les propriétés physiologiques et le mode d'activité des éléments de ce noyau de substance grise ; c'est donc là, si l'on me permet ce langage, que s'effectuera une première élaboration de l'impression, qui la caractérisera et la spécifiera. J'ai déjà cherché à montrer que les fibres nerveuses n'ont aucune part à cette spécification, et des faits bien connus prouvent que ce n'est pas de la périphérie que les sensations tirent leurs caractères distinctifs. On sait, en effet, que l'excitation du nerf optique, produite directement dans le cours de certaines opérations, détermine des sensations lumineuses plus ou moins complexes ; on sait aussi que les amputés reportent encore, pendant bien longtemps, à la périphérie absente, les impressions produites dans le moi-

gnon de leur membre par des irritations morbides; et que, par une sorte d'illusion, ils éprouvent alors encore très-distinctement des douleurs ou des sensations variées dans telle ou telle partie du membre enlevé, dans le talon ou dans les orteils, par exemple. Comme je l'ai dit dans une autre leçon, les appareils périphériques ne sont que des appareils de perfectionnement qui permettent de recueillir des impressions plus ou moins délicates, plus ou moins nuancées.

Ainsi donc l'impression, par l'intermédiaire du nerf sensitif, vient mettre en jeu les éléments du noyau d'origine de ce nerf, et c'est probablement dans l'isthme de l'encéphale, et spécialement dans la protubérance annulaire, que se produit ou s'achève la transformation de l'impression en sensation. C'est dans la protubérance que la sensation provoque la réaction sensitivo-motrice, réaction essentiellement machinale et à laquelle l'intelligence peut ne prendre aucune part; et c'est de la protubérance que partent les éléments conducteurs, à l'aide desquels les hémisphères cérébraux peuvent être mis en jeu à leur tour, lorsqu'il doit y avoir un processus intellectuel quelconque excité par la sensation.

J'admets, sans y mettre la moindre réserve, que les sensations ont encore lieu chez les animaux auxquels on a enlevé les hémisphères cérébraux ; et, en vérité, je ne vois réellement pas comment on n'en serait pas convaincu, lorsque l'on peut observer des animaux comme ceux que vous avez sous les yeux, animaux qui ont subi une ablation complète des hémisphères cérébraux et même des corps striés et de la plus grande partie des couches optiques.

Voici un Rat opéré de cette façon. Vous voyez qu'il est

dans l'immobilité la plus complète. Je vais répéter l'expérience que j'ai déjà faite devant vous. Je fais un bruit d'appel avec les lèvres : vous avez vu le Rat tressaillir et sursauter brusquement. Les sensations auditives se produisent donc bien encore chez cet animal. Je pince l'extrémité d'une de ses pattes; il crie aussitôt. Ces cris paraissent bien être des indices de douleur. Mais si je fais subir la même épreuve à ce Lapin, également privé des hémisphères cérébraux et des corps striés, le résultat est encore plus significatif. Vous entendez en effet ces cris plaintifs, répétés, que vous avez déjà entendus dans une autre de nos réunions, et qui indiquent bien que l'animal a ressenti une vive douleur.

Ce sont là des faits qui ont déjà été constatés par les physiologistes, et qui, ainsi que nous l'avons vu, les avaient conduits à doter la protubérance annulaire d'un degré plus ou moins considérable de pouvoir perceptif. M. Longet a surtout insisté sur le caractère des cris poussés par les animaux auxquels il faisait subir une vive irritation d'une partie sensitive, après l'ablation de toutes les parties de l'encéphale, à l'exception de la protubérance annulaire et du bulbe rachidien. M. Longet a observé des Pigeons auxquels il avait enlevé les lobes cérébraux, et les a vus « plongés » le plus ordinairement dans la somnolence, se réveiller » par intervalles, spontanément ou sous l'influence d'une » irritation assez légère de la peau ; puis, étant éveillés, » changer de place, marcher sans qu'on les y excitât, agi» ter leurs plumes, les lisser, les nettoyer avec le bec, » s'appuyer tantôt sur une patte, tantôt sur l'autre, cacher » celle qu'on pinçait, se frotter les narines avec vivacité, » après l'inspiration de vapeurs ammoniacales, détourner

» la tête quand on leur piquait la conjonctive, — résister » aux efforts qu'on faisait pour leur ouvrir le bec et y intro- » duire de la nourriture; — mis sur le dos ou sur le côté, » se relever, et reprendre facilement leur équilibre; — » rendre leurs excréments comme de coutume, etc. » Or, il lui a semblé, dit-il, « que la plupart de ces phénomènes, » déjà signalés en partie par M. Flourens, ne pouvaient » s'expliquer sans que les animaux eussent réellement *perçu* » quelques sensations. »

Ailleurs, M. Longet, parlant de l'influence du cerveau proprement dit sur la vision, rapporte qu'un Pigeon auquel il avait enlevé les hémisphères cérébraux et qu'il plaçait dans l'obscurité, tournait la tête en suivant une lumière à laquelle on imprimait un mouvement circulaire. Il a vu également, chez de jeunes Chats, de très-jeunes Chiens et de jeunes Lapins, les paupières se fermer parfois sous l'influence d'une vive lumière. Et il a rapporté des faits cliniques qui prouvent que la vue peut être conservée chez l'Homme, et être égale des deux côtés, malgré l'existence d'une lésion très-étendue d'un des hémisphères cérébraux.

Relativement à l'ouïe, M. Longet a constaté qu'un Pigeon privé du cerveau proprement dit, et plongé dans l'assoupissement, « ouvrait les yeux, lorsqu'on faisait détoner » une arme à feu, allongeait le cou, levait la tête, puis re- » prenait stupidement sa première attitude et fermait de » nouveau ses paupières. »

Enfin, il a vu qu'après l'ablation des lobes cérébraux à de jeunes Chats ou à de jeunes Chiens, l'introduction d'un peu de décoction concentrée de coloquinte provoquait des mouvements brusques de mastication, et des efforts tendant

à repousser autant que possible l'excitation qu'ils éprouvaient.

M. Longet conclut de ces diverses expériences que les sensations spéciales et les sensations fournies par la sensibilité générale sont encore possibles malgré l'ablation du cerveau proprement dit.

Ces expériences sont très-intéressantes ; je ne les répéterai pas toutes devant vous : mais je vous rappelle que nous venons de voir que les sensations auditives ont encore lieu chez un Rat dont les hémisphères cérébraux sont enlevés, et je vais vous montrer que l'ablation du cerveau proprement dit n'abolit pas complétement la vision chez les animaux. Voici un Pigeon qui n'a plus de cerveau proprement dit. Vous voyez qu'il est assoupi et que ses paupières sont fermées. Je l'éveille en l'excitant, en lui pinçant les doigts. Il a maintenant les paupières ouvertes : j'approche brusquement le poing d'un de ses yeux, et vous voyez qu'aussitôt il se produit un clignement ; et même parfois l'animal recule sa tête, comme s'il fuyait la menace. Rien de plus net et de plus constant que ces résultats, lorsqu'on soumet à cette épreuve un animal que l'opération n'a pas trop affaibli.

Vous venez de voir aussi, à l'instant même, le Pigeon secouer brusquement la tête, parce qu'une Mouche s'était posée sur sa plaie.

Mais je reviens aux sensations visuelles. Il ne peut vous rester aucun doute sur la survie de ces sensations chez un Pigeon privé de ses lobes cérébraux. Des observations du même genre peuvent se faire chez les Poissons, et elles présentent même un intérêt encore plus grand. En effet, lorsqu'on a enlevé les lobes cérébraux sur un Poisson offrant de la résistance à ces sortes d'opérations, sur un Gardon,

par exemple, non-seulement on peut, lorsque l'animal est tranquille dans le bassin où on l'a remis, provoquer des mouvements de locomotion en approchant un corps de ses yeux; mais encore j'ai constaté qu'il évite les obstacles; et, en plaçant un bâton à sa droite ou à sa gauche, à quelques centimètres de son œil correspondant, j'ai pu faire tourner le Poisson en sens inverse, à bien des reprises.

Comment s'expliquer, par conséquent, que M. Flourens ait admis que l'ablation des hémisphères cérébraux abolit toute perception, alors que, au moins pour la sensibilité générale, il avait observé des résultats qui semblaient parler dans un autre sens.

Il enlève sur un Pigeon les deux lobes cérébraux à la fois. « Ce Pigeon, dit M. Flourens, se tenait très-bien » debout; il volait quand on le jetait en l'air; il marchait » quand on le poussait; l'iris de ses deux yeux était très- » mobile, et pourtant il ne voyait pas; il n'entendait pas, » ne se mouvait jamais spontanément, affectait presque » toujours les allures d'un animal dormant ou assoupi; *et* » *quand on l'irritait*, durant cette espèce de léthargie, *il* » *affectait encore les allures d'un animal qui se réveille*.... » Je le plaçais sur le dos, il se relevait; je lui mettais de » l'eau dans le bec, et il l'avalait; *il se débattait quand je le* » *gênais; la moindre irritation l'agitait et l'importunait*....» Ailleurs, parlant d'un autre Pigeon opéré de même, M. Flourens dit: « On avait beau le piquer, le pincer, le » brûler; il remuait, s'agitait, marchait, mais toujours » sur la même place; il ne savait plus fuir. » Ailleurs encore, en relatant une expérience du même genre, faite sur une Poule, qui survécut dix mois à l'opération, il dit que cette Poule « était plongée dans une espèce d'assou-

» pissement que ni le bruit, ni la lumière, mais les seules » irritations immédiates, telles que le pincement, les coups, » les piqûres, pouvaient interrompre. » Quelques essais tentés pour reconnaître l'état de l'odorat et du goût conduisent M. Flourens à admettre que ces deux sens sont abolis chez cet animal.

Je me contente de citer une des conclusions tirées de cette expérience par M. Flourens. « Ainsi donc, dit-il, la » Poule sans lobes a réellement perdu avec la vue et l'ouïe, » l'odorat, le goût et le tact; » et un peu plus loin, il ajoute : « Finalement, la Poule sans lobes a donc perdu » tous ses sens : car elle ne voit, ni n'entend, ni n'odore, » ni ne goûte, ni ne touche absolument rien. »

Je crois, avec M. Longet, que cette conclusion, dans ses termes absolus, ne saurait être acceptée entièrement. Je dirai, en modifiant les termes de cette conclusion : Un animal qui a perdu ses lobes cérébraux ne *regarde* plus, n'*écoute* plus, ne *flaire* plus, ne *goûte* plus, ne *touche* plus ; mais il *voit*, il *entend* encore ; il sent les odeurs et les saveurs, il a encore des sensations tactiles.

M. Longet, après avoir montré que les animaux ont encore des sensations de douleur, lorsqu'on a enlevé toutes les parties de l'encéphale, à l'exception de la protubérance et du bulbe rachidien, conclut que la protubérance est le centre perceptif des impressions sensitives, et dit : « A la rigueur, ne pourrait-on pas permettre aux physio» logistes de distinguer la perception simple, en quelque » sorte *brute*, des impressions, de l'attention qui leur est » accordée, de l'aptitude à former des idées en rapport avec » elles? » Il ajoute, avec Cuvier, « que les lobes cérébraux » sont le réceptacle où toutes les sensations prennent une

» forme distincte et laissent des souvenirs durables; qu'ils » servent en un mot de siége à la mémoire, propriété au » moyen de laquelle ils fournissent à l'animal les maté- » riaux de ses jugements. »

C'est tout à fait dans ce sens que l'on doit, je crois, apprécier le résultat des observations faites sur les animaux chez lesquels on a enlevé le cerveau proprement dit. Pour moi, les animaux opérés de cette façon sont susceptibles d'éprouver encore toutes les sensations, c'est-à-dire les différentes sortes de sensations tactiles, les sensations visuelles, auditives, olfactives, gustatives et les sensations de douleur. La perception, telle qu'on doit l'entendre en physiologie, a bien certainement lieu hors du cerveau proprement dit ; mais c'est dans le cerveau que se fait le travail qui isole les diverses sensations les unes des autres, qui les apprécie à leur juste valeur, qui les analyse, et qui les transforme en idées.

Lorsque le cerveau est occupé d'une autre façon, lorsqu'il est, par exemple, fortement engagé dans un enchaînement méditatif, les diverses impressions qui agissent sur ses téguments ou sur ses organes des sens passent inaperçues, et il semblerait bien, par conséquent, qu'il est nécessaire que le cerveau s'intéresse à ces impressions pour qu'elles soient perçues. Mais je suis convaincu que l'on fait là une confusion complète entre deux sortes très-distinctes de phénomènes encéphaliques. Si l'on veut bien réfléchir et s'étudier soi-même, on verra que les impressions se transforment encore en sensations. Les yeux qui sont fixés sur des objets plus ou moins éloignés et qui ne les verraient pas, si l'on s'en rapportait à ce qu'on dit communément, les voient en réalité ; les oreilles entendent bien réellement ces bruits

auxquels on ne prête cependant aucune attention et qui semblent ne pas être entendus, etc.; mais ce sont des sensations confuses, indistinctes. Le travail qui accommode les divers organes des sens à l'espèce d'impression à recueillir, qui constate et qui analyse ces impressions, quelque superficielle et passagère que soit l'analyse, est un travail cérébral. L'isthme encéphalique n'y concourt point, et il est impossible de savoir si les renflements surajoutés au cerveau, à savoir, les corps striés et les couches optiques, y jouent un rôle quelconque.

Or, il est clair que des sensations aussi confuses sont bien différentes de celles qui ont subi l'élaboration cérébrale. Il y a d'ailleurs, évidemment, dans cette discussion une question de mots. Si l'on veut donner, en effet, le nom de *perception*, à cette élaboration cérébrale des sensations, je ne puis chercher à y mettre aucune opposition ; mais si l'on veut que la sensation n'existe point du tout, sans ce travail du cerveau proprement dit, je ne puis plus accepter une pareille manière de voir. Ce qui montre le mieux que, même chez l'Homme, les sensations subsistent encore, en dehors du concours du cerveau proprement dit, ce sont les réactions sensitivo-motrices qui ont lieu alors, dès que les sensations dépassent un certain degré et deviennent une gêne ou une irritation trop vive. Quelle que soit l'abstraction du cerveau, une lumière trop vive provoque un clignement, et ce clignement est bien une action réflexe, mais provoquée par une sensation visuelle: c'est, en un mot, un phénomène sensitivo-moteur. De même, et c'est là un exemple encore plus frappant, à qui n'est-il pas arrivé bien des fois, au milieu d'un travail intellectuel entièrement absorbant, d'éprouver une démangeaison dans un point quel-

conque du corps, de la face ou de la tête, d'y porter machinalement la main et de gratter l'endroit excité par la démangeaison. N'est-ce point là encore une sensation parfaitement complète, et qui, sans avoir été soumise à la moindre élaboration cérébrale, a provoqué une réaction admirablement adaptée au mode d'excitation? Et si, à ce moment même, par hasard, une autre cause vient troubler et interrompre cette sorte de scène intellectuelle dont le cerveau est le théâtre, on reconnaît bien, en fixant son attention sur ce qui vient d'avoir lieu sur tel ou tel point du corps où s'était produite la démangeaison, que c'était là, en effet, ce qui a provoqué la réaction machinale en question.

Je vais ainsi plus loin, sous un certain rapport, que M. Longet, pour qui, « sans ses lobes cérébraux, l'animal » n'a, pour ainsi dire, rien à gagner à la survivance de la » perception de ses sensations, et doit, le plus souvent, se » comporter dans ses actes, comme si elle n'était point » conservée ». Je dirai que la persistance des sensations, sans le concours du cerveau proprement dit, loin d'être inutile à l'animal ou à l'Homme, est d'une grande utilité ; car, lorsque le cerveau est occupé d'une autre façon, et indifférent, en quelque sorte, à ces sensations, elles provoquent des réactions sensitivo-motrices qui ont pour effet de soustraire toutes les parties du corps aux diverses causes d'irritation qui peuvent les assiéger. J'ajouterai même que les expériences faites sur les Poissons nous montrent que la puissance de ces réactions est bien plus grande qu'on ne le croit d'ordinaire ; car elles permettent à l'animal d'éviter machinalement les obstacles qu'il rencontre, et elles jouent sans doute un grand rôle dans les phénomènes de la locomotion chez tous les animaux.

En résumé, malgré l'ablation du cerveau chez les animaux des diverses classes de Vertébrés, la sensibilité persiste et se manifeste par toutes les réactions sensitivo-motrices que l'on peut observer dans l'état normal. Il faut bien le comprendre : le rôle du cerveau proprement dit consiste uniquement, par rapport à la sensibilité, dans l'élaboration intellectuelle des sensations et dans leur transformation en idées.

VINGT-NEUVIÈME LEÇON.

11 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU CERVEAU.

Rôle physiologique du cerveau proprement dit, relativement aux mouvements spontanés, volontaires. — Rôle physiologique du cerveau proprement dit, relativement aux phénomènes intellectuels, instinctifs et affectifs.

Nous avons étudié, dans notre dernière réunion, le rôle du cerveau proprement dit dans le mécanisme de la sensibilité. Il nous faut aujourd'hui envisager les fonctions de cette partie de l'encéphale à un autre point de vue, c'est-à-dire dans leurs rapports avec la motilité volontaire.

b. *Rôle des hémisphères cérébraux, relativement aux mouvements spontanés, volontaires.* Ce rôle fonctionnel du cerveau doit être le même chez tous les Vertébrés ; mais chez les Mammifères supérieurs et surtout chez l'Homme, il paraît prendre une importance tout à fait exceptionnelle, ce qui est dû à des conditions dont la nature nous échappe en grande partie. On peut dire toutefois que ces conditions ne font probablement que nous voiler une analogie

qui doit, au fond, être très-grande. Aussi, pour l'étude de ce rôle, faut-il prendre des animaux, soit des classes inférieures, soit, parmi les Mammifères, des ordres les moins élevés. De plus, — comme l'a recommandé M. Longet, — lorsqu'on fait des expériences de ce genre sur les Mammifères, il faut, autant que possible, se servir d'animaux très-jeunes ; car, d'une part, ils supportent mieux l'opération ; et, d'autre part, les relations fonctionnelles entre les diverses parties de l'encéphale ne sont pas encore aussi étroitement nouées qu'elles le seront plus tard ; de telle sorte que l'ablation du cerveau proprement dit a moins d'influence sur l'action des autres parties de l'encéphale que chez les animaux adultes.

Je viens de vous dire que l'influence du cerveau proprement dit sur les mouvements volontaires était d'autant plus grande en apparence que les animaux opérés appartenaient à une classe plus élevée. Vous pouvez en juger par vous-mêmes. Voici un Chien sur lequel on a détruit en partie un hémisphère cérébral : il y a une paralysie très-incomplète des membres du côté opposé, et l'animal est très-affaibli. Voici, au contraire, un Pigeon sur lequel un hémisphère est entièrement enlevé : il semble être presque dans son état normal. L'influence de l'opération serait de moins en moins appréciable, au fur et à mesure qu'on passerait des Oiseaux aux Reptiles, des Reptiles aux Batraciens, et de ceux-ci aux Poissons.

Avant d'aller plus loin, je tiens à vous rappeler que les excitations expérimentales portant sur le cerveau proprement dit ne déterminent aucun effet appréciable, soit comme douleur, soit comme convulsions. C'est là un fait bien établi par Lorry et surtout par M. Flourens, et que tous les

expérimentateurs ont constaté après eux. Ici, par conséquent, non-seulement la substance grise, mais encore la substance blanche, paraissent inexcitables, ou du moins, comme je viens de le dire, il ne se manifeste aucune réaction reconnaissable de sensibilité ou de mouvement, sous l'influence des excitations expérimentales. Je n'ose point affirmer cependant que la substance blanche du cerveau soit absolument inexcitable, car nous n'avons guère la possibilité de nous en assurer d'une façon tout à fait péremptoire. Comment savoir s'il ne se passe pas, sous l'influence d'une excitation de cette substance, quelque réaction intellectuelle plus ou moins confuse?

M. Flourens a tiré de ses expériences sur toutes les classes de Vertébrés cette conclusion, que l'ablation des lobes cérébraux « abolit sans retour tous les mouvements » spontanés, c'est-à-dire dus à une volonté expresse, à la volonté même de l'animal. »

Cette conclusion n'a pas été admise par tous les physiologistes : M. Bouillaud, par exemple, admet au contraire, qu'un animal dépourvu de ses lobes cérébraux peut encore exécuter divers mouvements spontanés et volontaires. Pour Gerdy, un animal ainsi opéré, est plongé dans une sorte de somnolence, dans un état de volonté paresseuse; mais il n'a pas perdu toute manifestation de perceptivité et de volonté.

M. Flourens avait observé lui-même la plupart des phénomènes qui ont conduit ces auteurs à des conclusions différentes de la sienne. Il avait vu des Oiseaux auxquels il avait enlevé le cerveau se tenir sur une seule patte, passer d'une patte sur l'autre au bout d'un certain temps, secouer leur tête, la placer sous une aile pour dormir,

agiter leurs plumes, quelquefois même les aiguiser et les nettoyer avec leur bec, etc.

Je mets sous vos yeux un Coq auquel on a enlevé les hémisphères cérébraux ; vous le voyez debout sur ses deux pattes; il est à moitié assoupi et reste tout à fait immobile à la place où nous l'avons mis. Si on l'excite, il se réveille ; si on le pousse, il fait quelques pas, puis s'arrête. Je le soulève, puis je le laisse tomber : immédiatement ses ailes s'étendent et exécutent des mouvements réguliers de vol jusqu'à ce que l'animal soit retombé sur ses pieds, et dès lors vous le voyez reprendre son équilibre et demeurer immobile. Si vous pouviez observer cet animal pendant quelque temps, vous le verriez exécuter, sans excitation apparente, les divers mouvements indiqués par M. Flourens, secouer de temps en temps la tête, parfois lisser ses plumes avec son bec, se tenir alternativement sur une patte et sur l'autre, cacher sa tête sous son aile, etc.

Dirons-nous, avec les auteurs qui ont combattu l'opinion de M. Flourens, que ces divers phénomènes indiquent chez l'animal un reste de volonté? Non : pour nous, ces divers mouvements sont purement machinaux; ce sont des actes sensitivo-moteurs auxquels l'intelligence et la volonté ne prennent aucune part. Ils ressemblent à ces mouvements qu'exécutent les Mouches décapitées : elles frottent encore leurs tarses, de temps en temps, avec la plus grande régularité, comme dans l'état normal; et même elles peuvent s'envoler d'une façon spontanée en apparence.

Il manque à ces mouvements, pour être réputés mouvements volontaires, cette sorte de spontanéité capricieuse que l'on observe chez les animaux intacts. Après l'ablation

du cerveau, au contraire, ces mouvements sont dus à des excitations, soit extérieures, comme celles que peuvent causer la douleur de la plaie, les démangeaisons de tel ou tel point du corps, soit intérieures et d'un certain ordre, telles que la fatigue, la gêne, que détermine une même attitude trop longtemps prolongée ; ou bien les mouvements observés sont provoqués par association préétablie ; ce sera, par exemple, le mouvement par lequel l'Oiseau cachera sa tête sous son aile, mouvement associé d'une façon machinale à ceux que suscite le sommeil, et qui n'est réellement pas plus volontaire que ces mouvements, que celui d'occlusion des paupières, entre autres.

Ne croyez pas, du reste, que l'on n'observe rien de semblable chez les Mammifères. Voici un jeune Lapin auquel on a enlevé aussi les hémisphères cérébraux et les corps striés. Vous le voyez se tenant très-bien dans l'attitude normale, criant d'un façon plaintive lorsqu'on pince un de ses membres ou sa queue, faisant alors quelques pas, puis redevenant immobile. Ce Lapin, ainsi que vous pouvez le constater, fait parfois quelques pas d'une façon tout à fait spontanée en apparence et évidemment très-régulière ; le voilà même qui court ; il va se jeter sur le rebord saillant de cette table, et, après un effort pour avancer, il reste de nouveau tout à fait immobile.

Eh bien ! ici encore, je n'hésite pas à dire que ce Lapin est complétement dépourvu de spontanéité volontaire. Tous ses mouvements, qui sont d'ailleurs bien moins variés que ceux d'un Oiseau opéré de même, sont exclusivement et directement dus à la stimulation produite par les excitations extérieures, ou par des incitations internes, telles que la fatigue, etc.

Jusqu'ici, l'analyse des faits et leur juste appréciation ne sont pas, semble-t-il, très-difficiles; mais il n'en est pas de même lorsqu'on descend l'échelle animale et que les expériences sont faites sur des Batraciens ou des Poissons.

Vous voyez cette Grenouille à laquelle on a enlevé complétement les lobes cérébraux. Il y a évidemment un changement considérable dans sa manière d'être; car elle est tout à fait immobile et ne cherche en aucune façon à s'échapper; si on la saisit entre les doigts, elle coasse. Elle pourrait rester ainsi dans l'immobilité absolue, conservant toujours son attitude normale, pendant des heures entières; mais parfois elle change un peu de place, exécute même un ou deux sauts, puis redevient immobile. Jusqu'ici, rien qui ne s'accorde pleinement avec ce que nous avons vu chez les Mammifères et les Oiseaux. Mais voilà ce qui est bien remarquable. Je jette cette Grenouille dans ce vase plein d'eau, vous la voyez aussitôt exécuter des mouvements de nage et regagner le bord. Ce résultat est bien plus frappant encore lorsqu'on peut faire l'essai dans un bassin de jardin, d'une médiocre dimension. Dès que la Grenouille tombe dans l'eau, on la voit immédiatement exécuter les mouvements de natation les plus réguliers, les plus normaux, gagner le bord qui est dans la direction de son mouvement de progression, remonter facilement sur le bord, si la disposition de ce bord le permet, et, une fois qu'elle est sortie de l'eau et qu'elle a repris son attitude normale sur le bord du bassin, rester indéfiniment immobile sur ce bord. Qu'on la repousse dans l'eau, et sur-le-champ elle recommencera à nager, pour remonter sur le bord et y reprendre son attitude de repos.

Ces faits si dignes d'attention pourraient bien certaine-

ment amener à croire que chez la Grenouille, l'ablation du cerveau proprement dit laisse subsister complétement la spontanéité volontaire. Pour moi, après avoir souvent répété et varié ces sortes d'expériences, je suis bien loin de les interpréter ainsi. Je considère la Grenouille sans cerveau comme privée complétement de volonté. Remarquez bien qu'elle reste immobile à terre, qu'elle ne diffère en rien alors d'un Oiseau ou d'un jeune Mammifère auxquels on a enlevé le cerveau proprement dit, et que la différence apparente ne se manifeste que lorsque la Grenouille est dans l'eau. Il se produit alors évidemment une excitation particulière de toute la surface du corps en contact avec l'eau; cette excitation provoque la mise en jeu du mécanisme de la nage et ce mécanisme cesse d'agir, dès que la cause d'excitation a elle-même disparu par la sortie de l'animal hors de l'eau. Je vois bien là quelque chose de tout à fait singulier dans cette série de mouvements par lesquels la Grenouille sort de l'eau, pour monter sur le bord du bassin et y reprendre son attitude de repos; mais au lieu d'y voir une preuve de la persistance de la volonté chez l'animal, j'y vois la preuve de l'étendue du pouvoir des stimulations excito-motrices et sensitivo-motrices chez les animaux. Les effets possibles de ces stimulations m'apparaissent se dégageant de plus en plus de leur emmêlement avec les actes volontaires, emmêlement presque inextricable chez les Mammifères, et je vois ainsi le rôle de la volonté se réduire de plus en plus à sa juste mesure.

Chez les Tritons, les phénomènes qui se manifestent après l'ablation du cerveau proprement dit, deviennent encore plus variés, car non-seulement ces animaux peuvent nager après l'opération, mais encore, même à terre,

ils peuvent exécuter des mouvements de locomotion analogues à des mouvements volontaires.

Mais je ne m'arrête point à parler de ces phénomènes qui peuvent recevoir l'explication que j'ai donnée des mouvements observés chez les Mammifères, les Oiseaux et la Grenouille, et j'arrive aux Poissons.

Ici, réellement, les divers mouvements qu'exécutent les Poissons auxquels on a enlevé le cerveau proprement dit, sont tellement analogues à ceux qui ont lieu dans l'état normal, que l'on conçoit très-bien que la plupart des auteurs qui les ont observés, n'aient pas pu les en distinguer. Ainsi, Desmoulins n'y trouvait aucune différence (pas plus d'ailleurs chez les Reptiles que chez les Poissons); et M. Flourens lui-même, si habitué à ce genre d'expériences, qu'il a le premier institué, nous dit qu'après l'ablation du premier renflement, sur une Carpe, les allures de l'animal ne parurent pas sensiblement altérées. Et cela est entièrement vrai, lorsque l'opération est bien faite sur un Poisson.

Voici une Carpe à laquelle j'enlève le cerveau proprement dit ; je la remets dans l'eau de cet aquarium : vous la voyez immédiatement se mettre à nager de la façon la plus régulière et la plus normale ; en même temps on peut constater que les mouvements des opercules et le mouvement des diverses nageoires sont entièrement semblables à ce qu'on observe chez une Carpe non opérée. Par conséquent les allures de l'animal *paraissent* n'avoir subi aucun changement. Mais si l'on poursuit l'observation, si surtout on compare cette Carpe dépourvue de ses lobes cérébraux à une Carpe intacte, on ne tarde pas à reconnaître qu'il y a bien certainement une modification produite par l'opé-

ration. Le Poisson opéré se meut en ligne droite, ne tournant d'ordinaire d'un côté ou de l'autre que lorsqu'il rencontre un obstacle, ne paraissant s'arrêter que sous l'influence de la fatigue. Il semble poussé à se mouvoir par une nécessité impérieuse à laquelle il ne peut plus résister, nécessité créée par des excitations qui naissent principalement du contact des téguments avec l'eau. Ces différents mouvements, exécutés par les Poissons privés de leurs lobes cérébraux, ne me paraissent pas plus volontaires que ne le sont les mouvements respiratoires qu'ils exécutent encore et qui survivent chez les Vertébrés à une pareille mutilation.

En un mot, nous nous rangeons complétement à l'avis de M. Flourens : les divers mouvements exécutés par les animaux qui ont subi l'ablation du cerveau proprement dit, ont perdu tout caractère volontaire. Il n'y a plus trace de spontanéité intentionnelle.

Les volitions sont donc des manifestations exclusivement cérébrales. C'est bien du cerveau que part l'incitation primitive dans les actes dits volontaires ; et, de même qu'il se passe plusieurs phénomènes successifs dans le mécanisme de la sensibilité, à partir de l'impression jusqu'à la transformation en sensation et à l'élaboration cérébrale de cette sensation, de même il y a, dans le mécanisme du mouvement volontaire, plusieurs phénomènes successifs. En premier lieu, il y a la volition ; mais ce n'est pas cette manifestation de l'activité cérébrale qui met en jeu le nerf moteur. La volition fait entrer en activité les diverses parties de l'encéphale d'où doit partir l'excitation coordonnée nécessaire à l'exécution du mouvement voulu. Cette excitation est transmise aux divers points de la moelle épinière

d'où naissent les nerfs destinés à agir, puis ces nerfs sont excités et déterminent, à leur extrémité périphérique, la contraction des muscles qui vont exécuter le mouvement. Et tous ces actes successifs doivent avoir lieu d'une façon régulièrement combinée, sous peine d'impuissance absolue. L'ordre dans lequel ils se suivent ne peut pas être interverti, et les excitations périphériques seules peuvent provoquer, par les réactions adaptées de la moelle, des phénomènes plus ou moins analogues à ceux qu'engendrent les incitations volontaires.

La connaissance de ces nécessités physiologiques explique bien pourquoi l'on ne peut pas remplacer les incitations volontaires par des excitations expérimentales portant directement sur tel ou tel point des centres nerveux. Ainsi, que l'on excite, de quelque façon que ce soit, la surface de section de la moelle épinière sur une Grenouille décapitée, on ne produira jamais de mouvements réguliers et soutenus de locomotion. Voici une Grenouille décapitée : la moelle se trouve coupée un peu en avant de l'origine des nerfs brachiaux. J'applique sur la surface de section une gouttelette d'acide acétique, de manière à obtenir une excitation quelque peu durable. Les effets ne sont pas absolument immédiats; mais les voilà qui se produisent. L'animal fait des mouvements sur place ; il meut ses membres postérieurs sans direction reconnaissable, puis, avec l'un ou l'autre pied, il frotte les parties latérales de son corps, ou bien il fait deux ou trois sauts, s'arrête et recommence à s'agiter sur place. Il est clair que tous ces mouvements sont des mouvements de défense ou de fuite, provoqués par la vive excitation de la moelle, et qui vont cesser d'ailleurs assez rapidement. J'ai essayé d'autres agents d'irritation, le sel

marin, la glycérine, je n'ai jamais obtenu d'autres résultats. C'est qu'évidemment une irritation artificielle et en masse de tous les éléments mis à découvert par la section transversale de la moelle, ne saurait être comparée à l'incitation naturelle et élective de ceux de ces éléments qui sont mis en activité dans le mécanisme des mouvements volontaires.

L'action des lobes cérébraux est croisée chez l'Homme et chez les animaux supérieurs. Chez ceux-ci, l'action croisée est moins nette que chez l'Homme, parce que les lésions du cerveau proprement dit ont moins d'influence sur les mouvements volontaires chez les animaux ; mais cependant on ne saurait douter que l'influence d'un des lobes cérébraux, chez les Vertébrés supérieurs et surtout chez les Mammifères ne s'exerce sur les membres du côté opposé. Nous avons pu, M. Philipeaux et moi, après beaucoup d'autres expérimentateurs, observer bien des fois l'effet croisé des lésions du cerveau proprement dit.

Pour n'en donner qu'un exemple, je citerai les expériences suivantes :

Le 26 juin 1862, on produit des lésions du cerveau proprement dit sur quatre Chiens, après avoir enlevé une rondelle du crâne à l'aide d'un trépan. Sur deux d'entre eux, on fait une incision transversale de l'hémisphère cérébral gauche, en ayant soin de pratiquer l'incision autant que possible en avant du corps strié. Sur un troisième Chien, on extirpe, par l'ouverture du crâne, une partie de l'hémisphère gauche, un peu plus d'un centimètre cube ; enfin, sur le quatrième Animal, on laboure l'hémisphère cérébral gauche à l'aide d'une petite lame de fer. Tous ces Chiens. une fois l'opération faite, offrent un léger degré d'hémi-

plégie du côté droit, plus marqué dans la patte antérieure que dans la patte postérieure ; et ils tournent tous en manége de droite à gauche, mais sans rapidité, dès qu'on les force à marcher. Dans les cas de ce genre, l'hémiplégie se voit bien quoiqu'elle soit assez légère, car les animaux fléchissent souvent sur les membres du côté affaibli ; ces membres peuvent quelquefois même se dérober sous l'animal, qui tombe alors sur le côté correspondant.

Chez l'Homme, il faut bien le savoir, les lésions qui siégent exclusivement dans le cerveau proprement dit, lorsqu'elles ne sont pas très-considérables et qu'elles ne sont pas très-rapprochées des faisceaux de fibres qui sortent des corps striés ou des couches optiques, ne produisent pas d'hémiplégie complète, et même quelquefois elles ne donnent lieu à aucun affaiblissement durable, de façon que leur existence n'est pas soupçonnée pendant la vie. Que de fois n'a-t-on pas vu des lésions étendues de la substance grise des circonvolutions d'un côté ne se révéler pendant la vie que par un léger degré d'hémiplégie ! Ce sont des faits dont je citerais plusieurs exemples observés à la Salpêtrière, si la proposition en question avait besoin d'une nouvelle démonstration. Et il me serait facile aussi de relater des faits de lésions assez profondes de la substance blanche, soit d'un lobe antérieur, soit d'un lobe postérieur du cerveau, lésions qui ne se traduisaient que par une faiblesse peu marquée des membres du côté opposé. On peut, jusqu'à un certain point, se rendre compte de ces faits, lorsqu'on réfléchit aux dimensions du cerveau, qui est si volumineux, que des lésions assez étendues sont encore minimes par rapport aux parties qui restent intactes. De plus, les fonctions du cerveau, relativement au mouvement, consistent, nous l'avons

vu, dans les volitions ; et, à la rigueur, on conçoit qu'une lésion produisant une diminution de l'énergie fonctionnelle du cerveau ne détermine pas un affaiblissement aussi grand de la motilité qu'une lésion qui amoindrirait la puissance des parties directement excitatrices du mouvement. Et enfin, il faut tenir compte d'un fait très-important de la physiologie cérébrale, fait sur lequel j'aurai occasion d'appeler spécialement votre attention ; je veux parler de la suppléance possible des diverses parties du cerveau les unes par les autres.

En résumé, nous admettons donc, relativement au rôle des hémisphères cérébraux dans le mécanisme de la motilité, qu'ils n'entrent en jeu que lorsqu'il s'agit des mouvements désignés sous le nom de volontaires. Et j'insiste sur ce point, à savoir que, parmi les mouvements ainsi désignés, il en est réellement peu qui méritent ce nom, à proprement parler. Les phénomènes excito-moteurs et sensitivo-moteurs comprennent un grand nombre de mouvements qui doivent être évidemment retranchés du nombre des mouvements volontaires ; on ne saurait non plus classer parmi ces mouvements ceux qui s'associent à d'autres mouvements par excitation connexe. Il ne resterait dans le groupe des mouvements volontaires, à titre légitime, que les mouvements intentionnels.

c. *Rôle des hémisphères cérébraux relativement aux phénomènes intellectuels, instinctifs et affectifs.* — Nous traiterons ce sujet, comme nous l'avons fait jusqu'ici pour tous les autres sujets que nous avons examinés, en nous appuyant autant que possible sur l'expérimentation. Il y a des questions afférentes de psychologie que nous avons l'intention de laisser de côté ; et ce n'est pas parce que nous les con-

sidérons comme étrangères à la physiologie, car nous croyons au contraire qu'à un certain point de vue, la psychologie tout entière est du domaine de la physiologie. Mais je suis obligé de passer ces questions sous silence, parce qu'il me faudrait, pour les aborder, disposer d'un nombre de leçons plus considérable, à cause du développement très-étendu qu'elles exigeraient.

Occupons-nous d'abord des instincts.

Une première remarque à faire, c'est que les rapports entre les caractères anatomiques du cerveau et le développement des instincts sont beaucoup moins évidents que pour l'intelligence. Ni le volume des lobes cérébraux, ni l'étendue de leur surface, ni par conséquent le nombre et la profondeur de leurs circonvolutions, ne paraissent en rapport avec la complication des instincts. Si l'on compare le cerveau du Castor à celui du Lapin, on n'y voit aucune dissemblance bien saillante ; il n'y a pas plus de dépressions de la surface chez l'un que chez l'autre ; et cependant, quelle différence entre ces deux animaux, relativement aux instincts ! Ce n'est pas même la grosseur relative du cerveau qui pourrait être invoquée pour rendre compte de cette différence, car la comparaison des deux cerveaux, sous ce rapport, donnerait le premier rang au Lapin. D'après Leuret, en effet, le poids de l'encéphale du Lapin est au poids du corps comme 1 est à 140, et, pour le Castor, comme 1 est à 190. Il serait facile de trouver d'autres exemples du même genre.

Mais les instincts sont-ils bien des manifestations de l'activité du cerveau proprement dit ?

Ici, il faut nous adresser à l'expérimentation. C'est à

M. Flourens, comme pour tous les autres points de la physiologie cérébrale, que l'on doit les données les plus nettes. Il a fait voir que les animaux auxquels on enlève les lobes cérébraux perdent aussitôt tous leurs instincts. Les Oiseaux, chez lesquels on peut facilement faire ces observations, à cause de leur résistance à l'opération et de leur longue survie, ne peuvent plus, désormais, prendre d'eux-mêmes leur nourriture. M. Flourens laissait jeûner des Oiseaux ainsi opérés, puis leur faisait plonger le bec au milieu des graines destinées à les nourrir, sans que jamais ils fissent le moindre effort pour saisir quelques-unes de ces graines. Bien plus, ils n'avalaient même pas les graines qu'on introduisait dans leur bec; il fallait les enfoncer presque dans l'arrière-bouche, pour que le mécanisme de la déglutition entrât en jeu par excitation réflexe, et que les graines fussent avalées.

J'ai observé les mêmes phénomènes chez les Mammifères, et j'ai pu les étudier à loisir sur des Grenouilles. J'attendais que la plaie fût cicatrisée en grande partie, ce qui a lieu au bout de trois semaines ou un mois; je plaçais la Grenouille opérée dans un vase de verre, puis j'y introduisais également de grosses Mouches bien vivantes. Jamais la présence de ces Mouches n'a provoqué le moindre mouvement de la Grenouille, si ce n'est lorsqu'elles venaient se poser sur son corps; il y avait alors un mouvement, soit des yeux, lorsque la Mouche touchait l'un des yeux, soit d'une patte, pour éloigner la cause d'irritation, lorsque l'insecte marchait sur la patte ou sur une des régions latérales du corps. Bien des fois, les Mouches marchaient sur la fente buccale, sans que jamais la bouche se soit ouverte pour les happer. Pour que l'expérience fût

complète, j'introduisais une Mouche dans la cavité buccale de la Grenouille ; j'attendais quelques instants, quelques minutes même, l'animal étant laissé en liberté. J'ouvrais de nouveau la bouche de la Grenouille, et toujours j'ai retrouvé la Mouche dans la cavité buccale. Je la poussais alors jusqu'au fond de la cavité ; je replaçais la Grenouille dans le vase de verre, et, un instant après, je constatais que la Mouche était bien avalée.

M. Flourens a fait voir également que les instincts relatifs à la propagation sont abolis par l'ablation du cerveau proprement dit. Magendie observa le même résultat chez des Grenouilles, et j'ai pu me convaincre qu'il en est bien ainsi chez ces derniers animaux. Cependant la première expérience que j'ai faite, relativement à cette question, m'avait donné un résultat tout à fait différent de ceux obtenus par Magendie. Je prenais des Grenouilles déjà accouplées ; je les séparais, j'enlevais les lobes cérébraux de la Grenouille mâle, puis je remettais les deux animaux dans un même vase. Or, la première fois que je fis cette expérience, j'avais laissé le soir les deux Grenouilles séparées ; et le lendemain, je les trouvai de nouveau accouplées. L'accouplement dura encore plusieurs jours, la ponte eut lieu et la femelle se débarrassa alors de l'étreinte du mâle. Les œufs n'avaient pas été fécondés. J'ai répété souvent cette expérience, et je n'ai jamais revu un résultat du même genre. Mais j'aurais constaté de nouveau des faits semblables, que je n'en serais pas moins convaincu de leur peu de valeur. Je suis certain, en effet, pour avoir examiné les animaux pendant des heures entières après l'opération, qu'ils ne font aucun effort pour s'accoupler de nouveau avec leurs femelles. Il est probable que, dans le cas excep-

tionnel que j'ai observé, la femelle, en se déplaçant dans le vase où on l'avait mise avec le mâle, se sera mise sous le mâle (il y avait un peu d'eau dans le vase), et que celui-ci, par un mouvement purement réflexe, l'aura étreinte de nouveau. Le contact du corps serré entre les bras entretenant la stimulation excito-motrice, l'accouplement aura pu ainsi durer quelques jours. En plaçant un ou deux doigts entre les bras d'un mâle opéré pendant la saison de l'accouplement, et surtout s'il était déjà accouplé au moment où on lui a enlevé le cerveau, on peut provoquer des phénomènes pareils à ceux qui ont eu lieu chez l'animal dont nous venons de parler.

J'ai à peine besoin d'ajouter à ce que je viens de dire que tous les autres instincts sont abolis également, comme le dit M. Flourens.

Donc, nous pouvons énoncer que l'ablation des lobes cérébraux détruit tous les instincts, c'est-à-dire ces tendances automatiques qui, à certains moments, soit à la naissance, soit plus tard, deviennent les causes incitatrices impérieuses d'actes variés, plus ou moins compliqués, ayant pour but la conservation de l'individu ou celle de l'espèce.

Je dois toutefois vous faire part d'un doute qui m'est venu souvent à propos du rôle du cerveau dans les phénomènes de l'instinct.

Notez bien que dans toutes les expériences dont je viens de parler, on a enlevé non-seulement les hémisphères cérébraux, mais encore les renflements dans lesquels viennent se rendre les pédoncules cérébraux, c'est-à-dire les corps striés et les couches optiques. Or, rien ne prouve que ces renflements ne participent pas à la production des phénomènes instinctifs. Je dirai même qu'il est probable que

ces phénomènes, ou du moins certains d'entre eux, peuvent se manifester sans le concours des hémisphères cérébraux. Ce qui me fait émettre cette présomption, c'est que l'on voit des manifestations instinctives extrêmement saillantes avoir lieu, alors que le cerveau paraît tout à fait dans l'impuissance de produire le moindre phénomène intellectuel. Je fais allusion en ce moment à ce qui se passe chez l'Homme et chez un certain nombre d'animaux, pendant les premiers jours qui suivent la naissance. Il n'y a, à ce moment, aucun indice d'intelligence ; les hémisphères cérébraux semblent même être encore dans un état de développement trop inachevé pour pouvoir fonctionner, et cependant les instincts relatifs à la nutrition se manifestent avec une grande puissance. Il y a là évidemment matière à de nouvelles recherches expérimentales.

Pour ce qui est des phénomènes affectifs, je serai très-bref. L'expérimentation ne peut pas ici nous être d'un grand secours. Les animaux chez lesquels ces phénomènes sont le plus apparents, sont ceux-là même qui ne survivent point assez à l'ablation des hémisphères cérébraux pour que les premiers troubles qui suivent l'opération aient pu se dissiper.

Nous sommes donc forcés d'avoir recours exclusivement à l'anatomie pathologique éclairée par l'observation clinique. Or, la perversion des facultés affectives est un des résultats ordinaires des lésions cérébrales. Il y a tout un groupe d'émotions, celui des émotions morales, qui doit être rapporté à la mise en activité du cerveau proprement dit, suivant un mode distinct et impossible à déterminer.

Lorsque j'ai cherché à montrer que les phénomènes

réactionnels de l'émotion avaient pour point de départ la protubérance et le bulbe rachidien, je n'ai parlé que d'un genre d'émotions qui paraissent dues à un certain mode d'excitation des centres de la sensibilité. Il se produit alors des réactions combinées d'une certaine façon, mettant en jeu, tantôt différentes parties motrices de l'axe bulbo-spinal, tantôt diverses portions du système sympathique, tantôt ces deux sortes de parties. Si ces réactions peuvent être déterminées par un mécanisme sensitivo-moteur, comme dans l'expérience que je faisais sur un Rat dans la dernière séance, et comme cela a lieu souvent chez l'animal sain, elles sont souvent provoquées aussi par des phénomènes d'activité émotionnelle des lobes cérébraux ; et d'ailleurs, dans ce dernier cas, comme dans le premier, la réaction ne peut être considérée que comme machinale, pour ainsi dire.

Bien des considérations psychologiques se rattacheraient à cet ordre de faits, c'est-à-dire à l'étude de tous les ordres d'activité affective du cerveau ; mais je dois me borner à constater que leur siége est dans les hémisphères cérébraux.

Ici, nous ne pouvons guère soulever la même question qu'à propos des instincts, et nous demander si ce sont bien les hémisphères cérébraux qui sont le point de départ des manifestations affectives. Du moins, nous n'avons pas les mêmes raisons de douter, car nous voyons chez les enfants les phénomènes affectifs apparaître en même temps que les phénomènes intellectuels.

Je passe aux phénomènes intellectuels. Je sortirais tout à fait du cadre que je me suis tracé, si je me livrais à

l'étude des principaux de ces phénomènes, c'est-à-dire de l'attention, des idées, de la mémoire, de la conception, de la réflexion, de l'imagination, de la comparaison, du jugement, du raisonnement, de l'abstraction, de la généralisation. Je désire seulement vous montrer que, considérés en masse, ils ont pour point de départ les lobes ou hémisphères cérébraux.

Ici, l'anatomie comparée nous fournit des données précieuses. Elle nous fait voir les lobes cérébraux subissant un accroissement de volume, au fur et à mesure que l'intelligence se développe. Si l'Homme n'est pas, entre tous les animaux, celui qui a le cerveau le plus volumineux d'une façon absolue, puisque la Baleine, l'Éléphant, le Dauphin, ont l'encéphale plus volumineux que le sien, cependant son encéphale a, d'une façon générale, les dimensions les plus considérables, relativement au poids de son corps. Chez l'Homme, le poids du corps étant évalué, en moyenne, à 65 ou 70 kilogrammes, le poids moyen de l'encéphale est de 1325 grammes. Chez l'Éléphant, le poids du corps montant à plus de 4000 kilogrammes, le poids de l'encéphale est à peu près de 3 à 4 kilogrammes. Il y a donc une différence énorme en faveur de l'Homme. Chez la Baleine, la différence serait certainement encore plus grande. Mais il y a certains Oiseaux et quelques Quadrumanes chez lesquels le rapport du poids du cerveau au poids du corps est inférieur encore à celui qu'on a constaté chez l'Homme. C'est ce qui a été reconnu, par exemple, pour le Saï, le Saïmiri, l'Ouistiti, parmi les Quadrumanes.

Il y a d'ailleurs d'autres considérations dont il faut tenir compte. Si, en effet, on évalue la surface totale du cerveau, en déplissant, en quelque sorte, par la pensée, les circonvo-

lutions, tout l'avantage d'une comparaison entre le rapport de cette surface au poids du corps chez l'Homme, et le rapport obtenu entre les mêmes éléments évalués chez les animaux, resterait évidemment à l'Homme. Il faudrait, en outre, si l'on voulait avoir des données plus significatives, faire entrer dans le calcul l'épaisseur de la couche de substance grise qui recouvre les circonvolutions, puisque c'est cette substance qui est seule douée de l'activité particulière à laquelle le cerveau doit de pouvoir fonctionner d'une façon toute spéciale. Enfin, une appréciation plus difficile encore à faire serait celle de la qualité de la substance grise, c'est-à-dire, pour nous renfermer dans les données anatomiques qui sont seules en cause ici, qu'il faudrait de toute nécessité tenir compte du nombre des noyaux libres, de la forme et du nombre des cellules, du nombre de leurs pôles et des ramifications de ces pôles, de la substance granuleuse interposée aux cellules, de la richesse vasculaire, etc. Car, bien que ces notions ne puissent pas permettre de connaître au juste l'énergie et les aptitudes fonctionnelles dont la substance grise est douée, il est probable tout au moins qu'il y a une relation quelconque entre les détails de la structure de la substance grise du cerveau et les fonctions qu'elle exécute, et par conséquent ce seraient des points à ne pas négliger dans une comparaison sérieuse.

Si nous laissons de côté la comparaison de l'Homme avec les animaux, pour nous occuper de lui seul, nous voyons que, d'une façon générale, chez l'Homme, le volume de l'encéphale est en rapport avec le degré d'intelligence. Mais c'est là une proposition que vous devez considérer comme comportant un grand nombre d'exceptions. Il est absolument

certain qu'au-dessous d'un certain volume et d'un certain poids, le cerveau a nécessairement appartenu à un individu frappé d'imbécillité ou d'idiotie. Mais, dès que le cerveau atteint un poids de quelque peu supérieur à ces poids exceptionnellement bas, il peut avoir appartenu à un individu très-intelligent. Ici encore, ces comparaisons bornées au poids n'ont qu'une minime valeur, et, comme je vous l'ai dit tout à l'heure, il ne s'agit pas seulement d'une question de quantité de la substance cérébrale prise en masse. Il faudrait d'abord que les pesées portassent uniquement sur le cerveau proprement dit, et non sur la totalité de l'encéphale, car le poids du cervelet ne suit pas nécessairement les variations du poids de l'encéphale ; et comme le cervelet est étranger aux fonctions intellectuelles proprement dites, on ne doit pas, en réunissant son poids à celui du cerveau proprement dit, risquer de fausser les évaluations qu'on cherche à établir. Et par-dessus tout, il faudrait, comme je le disais tout à l'heure, prendre en considération l'épaisseur de la substance grise, et tenir compte d'une donnée fondamentale dont malheureusement on ne peut pas, aujourd'hui encore, rassembler les éléments, à savoir, des différences individuelles que peut présenter la structure de la substance grise.

Quoi qu'il en soit, à l'appui de l'opinion qui veut que le degré d'intelligence soit en rapport direct avec le poids du cerveau, on a coutume de citer quelques faits que je vais vous rappeler. On a prétendu, par exemple, que l'encéphale de Cromwell pesait 2 kilogrammes 231 grammes, et celui de Byron, 2 kilogrammes 238 grammes. Remarquez que le poids moyen de l'encéphale de l'Homme, à l'époque où il est le plus élevé, c'est-à-dire de vingt à quarante ans, est,

d'après les statistiques de M. Robert Boyd, de 1325 grammes 91 centigrammes. (Quant au poids moyen de l'encéphale de la femme, au même âge, il est, d'après le même auteur, de 1221 grammes 10 centigrammes.) On peut croire que l'esprit national a exagéré les poids relatifs aux deux hommes célèbres que je viens de citer, ou bien que les pesées auront été prises d'une façon très-imparfaite. Voici, au contraire, des données très-authentiques. L'encéphale de Cuvier pesait 1 kilogramme 829 grammes, et celui de Dupuytren 1 kilogramme 436 grammes. Mais, à côté de ces faits, on pourrait en citer d'autres très-différents et qui montrent que des hommes supérieurs avaient un cerveau d'un poids très-ordinaire. Ainsi, R. Wagner a donné le poids de l'encéphale de plusieurs savants remarquables, et nous voyons que ce poids est très-varié (1). D'autre part, des pesées faites chez des aliénés par Bergmann, par M. Parchappe, ont donné comme maximum, au premier de ces auteurs, 1815 grammes, et au second 1750 grammes.

Ainsi, il serait difficile d'établir aucune règle fixe, touchant les rapports qui peuvent exister, chez l'Homme, entre le poids de l'encéphale et le degré de l'intelligence : pourtant on peut dire que l'examen de ces rapports dans la série animale ne permet pas de douter de l'influence du volume du cerveau sur l'étendue et l'activité de l'intelligence. On voit, en effet, le volume relatif du cerveau proprement dit, considérable chez les Mammifères et les Oiseaux, subir une réduction considérable chez les Reptiles et les Batraciens, et offrir enfin les plus faibles dimensions chez les Poissons.

(1) L. Dirichlet, 1520 grammes ; C. H. Fuchs, 1499 gr.; C. F. Gauss, 1492 gr.; C. F. Hermann, 1358 gr.; J. F. L. Hausmann, 1226 gr.

Les expériences physiologiques conduisent à des résultats d'une signification bien plus nette. Un animal auquel on enlève les lobes cérébraux perd immédiatement toutes ses facultés intellectuelles, et est le plus souvent dans un assoupissement plus ou moins profond : on peut alors se le représenter, ainsi que le dit M. Flourens, comme plongé dans un sommeil presque permanent, mais dans un sommeil *sans rêves*.

Les observations pathologiques ne sont pas moins démonstratives, et elles sont précieuses surtout en ce qu'elles nous font voir clairement que c'est bien la substance corticale grise du cerveau qui est la partie véritablement active de ce centre nerveux, comme l'admettaient déjà Willis et Vieussens, et que c'est dans cette substance grise qu'ont lieu tous les processus intellectuels, comme le disent MM. Foville, Parchappe, etc., et comme le pensent tous les physiologistes actuels. En effet, alors que les lésions du cervelet, des couches optiques, des corps striés et enfin des masses médullaires blanches des hémisphères, ne déterminent d'ordinaire aucun trouble permanent et bien accentué des fonctions intellectuelles, les altérations étendues de la substance grise des circonvolutions, ou les excitations morbides de cette substance, engendrent nécessairement un affaiblissement ou une exaltation de ces fonctions, suivant la nature de l'altération et la période à laquelle elle est arrivée. C'est ainsi qu'on peut s'expliquer les effets des méningo-encéphalites diffuses ou des simples méningites. Le foyer d'activité cérébrale étant ainsi bien reconnu, il n'est pas permis de douter que ce ne soit là le point de départ véritable de la démence et de la manie.

En résumé, c'est bien par la mise en activité de la substance grise corticale du cerveau que se manifestent les divers phénomènes réunis sous le nom de phénomènes intellectuels, et c'est aussi, comme nous l'avons vu, de cette substance que dépendent toutes les manifestations volontaires et affectives.

TRENTIÈME LEÇON.

13 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU CERVEAU.

De la localisation des facultés cérébrales. — Doctrine physiologique de Gall. — De l'abolition du langage articulé produite par des lésions limitées du cerveau proprement dit (aphémie ou aphasie).

Nous avons vu, dans les précédentes leçons, le rôle que joue le cerveau proprement dit, constitué par les hémisphères cérébraux, dans la production des phénomènes instinctifs, affectifs et intellectuels. Nous aurons à reparler des premiers de ces phénomènes dans nos études de physiologie spéciale du système nerveux chez les divers animaux des principaux groupes zoologiques.

Quant aux phénomènes affectifs, je crois devoir insister sur leur localisation dans les hémisphères cérébraux. C'est là que naissent et se développent les penchants, les sentiments, les passions. C'est là que se produisent les émotions morales, la joie, la tristesse, par exemple ; et c'est de là que ces émotions vont mettre en jeu, par l'intermédiaire

d'autres centres, les réactions que nous avons nommées émotionnelles.

Tous ces phénomènes, une physiologie qui n'est que peu éloignée de nous les attribuait, d'accord avec les croyances populaires, à différents viscères thoraciques ou abdominaux.

On sait qu'il n'en est rien : ce n'est pas par le cœur que les passions s'exercent. Qu'est-ce en effet que le cœur ? Un muscle, lequel ne saurait être le siége de l'affection ni de la haine. Seulement, par l'intermédiaire de certains nerfs, et surtout du pneumogastrique et du grand sympathique, les émotions et les passions réagissent sur cet organe. Alors, des troubles momentanés apparaissent dans le fonctionnement du cœur ; ses mouvements deviennent plus rapides, ou bien s'arrêtent en apparence, d'où syncope. Il en est de même des troubles fonctionnels des viscères abdominaux, de ces ictères, par exemple, qui apparaissent sous l'influence d'une vive émotion, de chagrin, de peur ou de colère ; on sait que ce sont des réactions qui ont aussi leur point de départ primitif dans les lobes cérébraux, mais qui se produisent par la mise en jeu du grand sympathique.

Ce sont là des interprétations dont l'exactitude n'a plus besoin maintenant d'être démontrée, et l'on sait que le mot *cœur* n'est pris dans le langage usuel que dans un sens figuré, lorsqu'on s'en sert en parlant des phénomènes affectifs. Et cette forme de langage est si généralement employée, que l'on ne pourrait essayer de la changer sans encourir le ridicule.

Ainsi donc, les émotions morales, les sentiments, les penchants, les passions, tous ces phénomènes ont pour ori-

gine une modification de la substance grise cérébrale. Tantôt cette modification est instantanée, elle naît tout d'un coup et s'évanouit rapidement ; elle constitue alors une émotion. Tantôt elle est plus ou moins durable, et constitue les penchants, les sentiments et les passions.

Enfin, nous avons vu que tous les phénomènes intellectuels sont des manifestations de l'activité des lobes ou hémisphères cérébraux. C'est dans la substance grise de ces hémisphères que se forment les idées, que se gravent les souvenirs ; c'est par son intermédiaire que s'effectuent tant de merveilleuses opérations : l'attention, la réflexion, l'imagination, la conception, le jugement, le raisonnement, etc. C'est de cette substance encore qu'émanent toutes les volitions. Ce sont là les principaux phénomènes de l'ordre intellectuel ; et, ainsi que je vous l'ai dit déjà, je suis forcé, faute de temps, de les laisser de côté. Je n'en ai fait mention que pour vous dire encore quelques mots de la volonté.

Dans ma précédente leçon, je vous disais que bien des phénomènes de mouvement, qu'on pourrait être tenté de ranger parmi les mouvements volontaires, doivent être rayés de cette classe, la volonté n'y intervenant en aucune façon. Tels sont les mouvements expressifs, sensitivo-moteurs, idéo-moteurs, émotionnels et instinctifs. Tels sont encore les mouvements associés ou liés à d'autres mouvements, soit naturellement, soit par habitude.

Je vous disais aussi que, même pour les mouvements vraiment volontaires, la volonté n'agit que de loin, que d'une façon médiate, sur la production de ces mouvements, et qu'entre la volition et la contraction des muscles, un certain nombre de phénomènes intermédiaires doivent

nécessairement avoir lieu dans d'autres parties du système nerveux, dans l'isthme de l'encéphale, dans la moelle allongée, la moelle épinière et les nerfs.

Je veux aller plus loin et vous prouver que la volonté n'agit jamais primitivement : elle n'agit que secondairement, par suggestion.

Pour bien le comprendre, il faut envisager les faits de volonté les plus élémentaires et les plus indépendants en apparence. Je veux toucher cette table ; je la touche : il semble bien au premier abord que dans cet acte si simple, la volition a été le phénomène initial. Eh bien ! en y réfléchissant, vous verrez que la volition n'a été, n'a pu être que secondaire. Au moment même où j'énonçais la proposition à démontrer, à savoir, que la volonté n'agit pas primitivement, l'idée d'exemple à donner naissait par entraînement d'habitude, la vue de la table amenait le choix de l'exemple et par conséquent l'idée suggestive de l'action.

Je veux faire telle ou telle chose. L'idée plus ou moins nette de la chose à faire et de l'action nécessaire pour la faire, précède nécessairement l'action elle-même. Je parle, bien entendu, d'une volition capricieuse quelconque, d'un acte produit par une détermination expresse de la volonté. Les phénomènes s'enchaînent si naturellement, leur succession est si rapide, ou plutôt ils sont tellement simultanés en apparence, que l'on s'y trompe facilement. Mais en fait, la simultanéité n'est pas réelle, et si l'on y prête une certaine attention, on arrive à se convaincre que les phénomènes se passent bien ainsi que je vous le dis.

Les volitions ne sont donc jamais primitives ; elles ne peuvent engendrer une action qu'à condition d'être précédées par une idée qui les fait naître et les soutient. Pour

mieux me faire comprendre, permettez-moi d'employer une expression vulgaire : on ne peut pas *vouloir à blanc*, c'est-à-dire sans objet, pas plus qu'on ne peut faire un mouvement de déglutition sans avaler de l'air ou une matière quelconque, de la salive, par exemple. Pour que les mouvements du pharynx puissent s'effectuer, il faut une cause excito-motrice ; de même pour la volonté, il faut nécessairement des causes excito-volitionnelles. Ces causes seront des idées plus ou moins complexes, des idées avec désir, des idées passionnées. A ce point de vue qui est le seul vrai, les volitions, ainsi que l'admettent plusieurs physiologistes modernes, peuvent et doivent être envisagées comme des phénomènes d'action réflexe cérébrale.

Nous pourrions étendre nos vues sur ce sujet, et montrer que la plupart des phénomènes de l'entendement se produisent par un mécanisme semblable. Les éléments de la substance grise corticale du cerveau n'entrent pas spontanément en activité. Il faut de toute nécessité une excitation initiale ; cette excitation est déterminée d'ordinaire par les sensations actuelles engendrant des idées, ou par des modifications partielles ou générales de la circulation cérébrale. La substance, une fois en activité, a la faculté merveilleuse d'évoquer, avec leurs rapports réciproques, les idées qui s'y sont antérieurement formées, et alors peuvent se développer tous les processus de l'innervation cérébrale, activés, orientés, par les dispositions innées et par les habitudes qu'imprime l'éducation.

Pour terminer ce que je voulais vous dire sur la physiologie du cerveau proprement dit, j'ai encore à rechercher si les divers modes d'activité cérébrale appartiennent à

des régions déterminées et distinctes, à des îlots circonscrits de la couche corticale. Tel phénomène se produit-il et ne peut-il se produire que dans un certain point de l'écorce cérébrale; et tel autre phénomène, dans un autre point?

Tout le monde connaît le système physiologique et philosophique de Gall. Si on laisse de côté la crânioscopie, qui n'a rien de sérieux en dehors du côté empirique, comme la physiognomonie de Lavater, et qui, comme elle, bien plus encore qu'elle, peut conduire aux résultats les plus erronés, si, dis-je, on laisse de côté toute cette partie du système, aujourd'hui jugée, on se trouve en présence d'une hypothèse qui, pour beaucoup d'hommes sérieux et sensés, serait très-soutenable, quand même les localisations indiquées par Gall seraient inexactes.

Est-il donc vrai que chaque faculté primitive ait un siége distinct, et que chaque îlot de substance grise ait ainsi une attribution particulière, chaque faculté primitive qui y réside étant comme desservie par plusieurs facultés secondaires, ayant à son service une mémoire spéciale, un jugement spécial, etc.?

Si l'on se place au point de vue psychologique, il est extrêmement difficile d'opposer des raisons sérieuses aux opinions de Gall. On peut contester sa classification des facultés; mais, pour ce qui concerne leur séparation et leur localisation dans des régions distinctes de l'écorce cérébrale, la plupart des arguments qu'on lui oppose ne sont que des raisons de mots, ou des pétitions de principes. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les diverses réfutations psychologiques publiées pour combattre le système de Gall. La physiologie montre ici sa supériorité: elle proteste, mais elle proteste par des faits.

Il est d'abord un fait capital indiqué par M. Flourens, et vérifié depuis par la plupart des expérimentateurs; c'est qu'un hémisphère tout entier peut être enlevé à un animal, sans apporter des troubles durables dans les fonctions instinctives et intellectuelles. Même chez l'Homme, comme le fait remarquer M. Longet, en citant des faits à l'appui de sa remarque, on a pu observer des lésions très-étendues d'un hémisphère, sans qu'il y eût, une fois la guérison terminée, des troubles intellectuels appréciables. Une fatigue plus prompte sous l'influence du travail du cerveau a été, dans l'un de ces cas, la seule modification observée.

Je mets encore une fois sous vos yeux un Pigeon auquel on a enlevé tout un lobe cérébral depuis quelques jours. Cet animal semblerait, tant ses facultés cérébrales paraissent intactes, n'avoir subi aucune opération. Vous voyez combien ses allures sont normales ; le léger degré de faiblesse que l'on avait constaté pendant les premiers jours dans le côté opposé au lobe enlevé s'est dissipé ; l'animal mange, il boit de lui-même, et je ne puis réellement découvrir s'il y a quelque différence entre ce Pigeon et un Pigeon non opéré, sous le rapport des fonctions d'innervation centrale.

La doctrine de Gall ne saurait cependant être ébranlée par des faits de ce genre, à cause de la suppléance bien réelle que peuvent exercer les deux hémisphères, l'un par rapport à l'autre. Gall, en effet, admet que la même faculté réside dans les deux points symétriques des deux hémisphères cérébraux.

Mais cette doctrine résiste plus difficilement aux autres expériences de M. Flourens. Il prend une Poule ou un Pigeon, et lui enlève successivement des parties correspondantes de ses deux lobes cérébraux soit par en haut, soit

par devant, soit par derrière, soit sur les côtés. Tant que les lésions sont peu profondes, et peu étendues en somme, il ne se produit aucun effet ; il semble que l'on n'ait point touché encore le cerveau : mais sitôt qu'on dépasse une certaine limite, toutes les facultés disparaissent simultanément d'un seul coup, sans que ce changement brusque ait été précédé de modifications progressives portant sur toutes les facultés ou sur quelques-unes d'entre elles. « Ainsi, dit » M. Flourens, la faculté de percevoir, de juger, de vouloir » une chose, réside dans le même lieu que celle d'en per- » cevoir, d'en juger, d'en vouloir une autre ; et consé- » quemment cette faculté, essentiellement une, réside es- » sentiellement dans un seul organe. » De plus M. Flourens a constaté que lorsque les lésions ne sont pas par trop étendues, toutes les facultés reviennent à la fois. « Pourvu, » dit-il, que la perte de substance éprouvée par les lobes » cérébraux ne dépasse pas certaines limites, ces lobes » recouvrent, au bout d'un certain temps, l'exercice de » leurs fonctions ; passé ces premières limites, ils ne le » recouvrent plus qu'imparfaitement ; et passé ces nou- » velles limites encore, ils ne le recouvrent plus du tout. » Enfin, dès qu'une perception revient, toutes reviennent ; » dès qu'une faculté reparaît, toutes reparaissent. »

Des expérimentateurs d'un grand mérite ont cru avoir observé des résultats en désaccord avec ceux qu'avait obtenus M. Flourens ; mais la contradiction n'est qu'apparente. Supprimez, dans les énoncés donnés par M. Flourens, ce qui est relatif aux perceptions, et ces énoncés deviennent entièrement inattaquables. Certes, comme je l'ai dit ailleurs, les animaux dépourvus de leurs lobes cérébraux conservent encore leur sensibilité intacte ; ils éprouvent encore des

sensations, ils perçoivent par conséquent les impressions auxquelles ils sont soumis ; mais c'est l'élaboration intellectuelle de leurs sensations qui est détruite, et c'est par ce terme que l'on pourrait remplacer le mot « perceptions » dans les propositions que je viens d'extraire de l'ouvrage de M. Flourens. Quant aux divers mouvements exécutés par les animaux auxquels on a enlevé les lobes cérébraux, y voir une preuve de la survie des volitions, c'est méconnaître le caractère véritable de ces mouvements. Ce sont de simples réactions sensitivo-motrices tout à fait distinctes des actes volontaires.

J'ai vu bien souvent M. Flourens faire les expériences dont je vous parle en ce moment ; nous les avons répétées plusieurs fois, M. Philipeaux et moi, et rien n'est plus clair et plus démonstratif que leurs résultats.

J'ai eu l'occasion d'observer chez une Grenouille un fait qui a tout à fait la même signification que ceux-ci. Il prouve pareillement qu'une portion restreinte du cerveau proprement dit suffit pour que les fonctions cérébrales subsistent. Voici ce fait :

Le 12 mars 1862, on enlève les lobes cérébraux d'une Grenouille mâle très-vivace. Les jours suivants il y a une suppuration assez abondante ; mais, au bout d'un mois, il y a une tendance évidente à la cicatrisation. Les bords de la plaie cutanée se rapprochent peu à peu, et, le 20 avril, la cicatrisation est complète, ou à peu près. Cette Grenouille a tout à fait l'attitude d'une Grenouille saine, et plusieurs fois elle a changé de place spontanément. Le 20 avril, on met dans le vase de verre où est cette Grenouille une grosse Mouche à laquelle on a enlevé une aile. Dès que la Mouche est dans le vase, la Grenouille modifie son attitude,

semble épier l'Insecte, et, au moment où il s'approche, elle fait un saut peu étendu, et cherche à le happer avec sa langue ; mais elle ne la saisit pas du premier coup ; elle est obligée de recommencer le mouvement de projection de sa langue, et cette fois elle réussit. Les jours suivants, on lui donne encore des Mouches, qu'elle saisit désormais du premier coup. Si l'on reste près du vase, après y avoir jeté des Mouches, elle demeure immobile, jusqu'à ce que l'observateur se soit éloigné. La seule modification qu'on ait observée dans ses allures, c'est un peu moins de vivacité : de plus, elle ne cherche pas autant que les autres Grenouilles à fuir la main qui s'approche pour la saisir. Après avoir observé pendant plusieurs jours ces phénomènes, on l'empoisonne avec du curare introduit sous la peau ; l'empoisonnement suit la même marche que chez une Grenouille saine. On met à nu ce qui reste de l'encéphale, et l'on constate que l'ablation des lobes cérébraux n'a pas été entièrement complète. On a laissé en place la partie tout à fait postérieure des deux lobes. Il n'y a certainement pas plus de la huitième partie de ces lobes qui ait été ainsi laissée dans la cavité crânienne. Les nerfs optiques étaient entièrement sains.

Pour bien saisir l'importance de cette expérience, il faut se souvenir de ce que j'ai dit des Grenouilles chez lesquelles l'ablation du cerveau est tout à fait complète. Chez elles, même lorsque la plaie est cicatrisée, non-seulement il n'y a pas le moindre effort pour saisir les Mouches qu'on leur livre, mais même, elles ne les avalent que lorsqu'on les introduit jusque dans le fond de la cavité buccale.

L'expérimentation physiologique est donc en désaccord avec la doctrine de Gall.

L'anatomie comparée, dans laquelle Gall avait cru trouver de nombreux arguments favorables à ses idées, ne pouvait en réalité lui fournir aucun appui. Il suffit, pour s'en convaincre, de consulter les faits rassemblés par Leuret, par M. Lafargue et par M. Lélut.

Les observations pathologiques, jusque dans ces derniers temps, paraissaient tout aussi contraires à la doctrine, ou du moins les faits qui avaient été indiqués comme des preuves en sa faveur avaient été vivement contestés. Gall et ses partisans plaçaient les facultés intellectuelles dans les lobes antérieurs du cerveau. Or, il existe des faits nombreux de lésions profondes de ces deux lobes, lesquelles n'avaient produit aucun trouble intellectuel durable. M. Trousseau a cité dans sa clinique l'observation d'un officier qui avait reçu une balle dans la partie antérieure du cerveau. Cette balle était entrée par une tempe et ressortie par l'autre. Le blessé, qui mourut très-rapidement trois mois plus tard, fut observé jusque-là, et, pendant tout ce temps, non-seulement il jouissait de l'intégrité de son intelligence; mais encore il apportait, dans le commerce de la vie, un esprit et un enjouement peu ordinaires.

En 1848, étant élève chez M. Michon, à la Pitié, j'ai vu un blessé qui avait également reçu une balle dans les parties antérieures du cerveau. Il était sorti par l'ouverture du crâne une grande quantité de substance cérébrale. Pendant quatre mois environ, il se montra en parfaite possession de son intelligence, et parlant sans la moindre difficulté. Il succomba aussi très-rapidement au bout de ce temps, par suite d'une méningite aiguë.

Ces faits — et je pourrais en ajouter plusieurs autres déjà cités par M. Longet, — montrent bien qu'on ne saurait

placer le siége de l'intelligence dans les lobes antérieurs; et l'on y est d'autant moins autorisé que si l'on a vu, dans quelques cas, des lésions de ces lobes déterminer une altération plus ou moins grande des facultés intellectuelles, il serait facile de citer d'autres cas dans lesquels on a observé des troubles tout aussi grands de ces facultés coïncidant avec des lésions soit des lobes postérieurs, soit des lobes moyens.

Et en définitive, il n'y a réellement que peu de renseignements nets à attendre de l'observation clinique complétée par l'examen nécroscopique, lorsqu'on voit que l'on peut constater un affaiblissement plus ou moins considérable de toutes les facultés intellectuelles, dans des cas de lésions limitées ayant les siéges les plus variés.

Un des arguments allégués en faveur de la doctrine des localisations cérébrales, et qui aurait certes une grande valeur s'il était fondé, c'est que des lésions limitées auraient paralysé telle ou telle partie du corps. Mais il faut bien remarquer que l'on omet de dire si la lésion d'une région déterminée produit constamment une paralysie de la même partie du corps. On a bien avancé que les lésions des parties antérieures du cerveau paralyseraient surtout les membres postérieurs, et les lésions des parties postérieures, les membres antérieurs. Mais qui a jamais vu de pareils faits? J'ai, pour ma part, observé un grand nombre de lésions des régions les plus variées du cerveau proprement dit, et je n'ai jamais vu un seul fait qui pût prêter le moindre appui à une pareille assertion. M. Duplay a publié quelques faits dans lesquels une paralysie faciale aurait paru dépendre de lésions du cerveau proprement dit; mais, outre que ces faits sont tout à fait exceptionnels et portent par

conséquent à se demander s'il n'y aurait pas eu dans ces cas quelque autre lésion qui aurait passé inaperçue, les altérations cérébrales indiquées n'avaient pas un siége constant.

On a dit aussi que dans les maladies mentales, telle ou telle faculté peut disparaître isolément ; qu'ainsi elles ne sont pas, en quelque sorte, mêlées ; que chacune a donc son siége distinct. Mais ces faits ne sont pas aussi nets que peuvent le croire les physiologistes qui n'en ont pas vu d'analogues par eux-mêmes. Et d'ailleurs, cette abolition isolée de chaque faculté fût-elle possible, ce ne serait pas une preuve décisive en faveur de la doctrine des localisations cérébrales : car cela n'impliquerait nullement que les facultés ont des siéges différents, pas plus que la perte d'un mode particulier d'une sensation n'implique nécessairement que les divers modes de cette sensation appartiennent à des éléments différents. Assurément, tous les nerfs sensitifs cutanés ont les mêmes propriétés, et cependant un malade peut ne plus éprouver les sensations de température et conserver les sensations de douleur ou de tact, et réciproquement, perdre la sensibilité de douleur ou de tact, et conserver celle de température. Ces observations peuvent se faire sur tous les sens ; des individus peuvent ne plus avoir la perception d'une couleur ; ils peuvent ressentir encore le goût d'un aliment sucré et non d'un aliment salé. Ils peuvent ne plus avoir notion d'une odeur ou d'une autre. Déduira-t-on de ces perturbations isolées que l'on peut localiser ces diverses sensations ? Non assurément. Il faut donc rejeter l'argument que l'on était allé chercher dans l'observation des maladies mentales.

On ne pouvait donc, jusque dans ces derniers temps,

invoquer un argument sérieux en faveur de la localisation des facultés cérébrales; mais la question de l'*aphémie* ou *aphasie* est venue introduire un élément bien important dans la discussion, et a semblé apporter un appui solide à cette doctrine des localisations cérébrales.

Déjà M. Bouillaud, en 1825, avait placé dans les lobules antérieurs du cerveau « une force destinée à régir, à coor-» donner les merveilleux mouvements par lesquels l'Homme, » au moyen de la parole articulée, communique ses pen-» sées, exprime ses sentiments et peint pour ainsi dire les » émotions de son âme. » Il avait déduit cette opinion de faits pathologiques qui lui avaient paru ne comporter que cette interprétation. Des observations contradictoires furent produites par M. Cruveilhier, M. Andral, Lallemand, M. Velpeau, et plus tard par MM. Michon, Chassaignac, Trousseau. Parmi ces observations, il en est une exceptionnellement remarquable; c'est celle qui a été publiée par M. Cruveilhier. Elle est relative à une jeune idiote qui articulait très-nettement quelques mots, lorsqu'elle était pressée par la faim. Or les deux lobules antérieurs du cerveau de cette fille étaient complétement détruits, comme vous pouvez vous en assurer en jetant les yeux sur cette planche de l'atlas d'anatomie pathologique de M. Cruveilhier.

Les faits rapportés par les auteurs que je viens de citer avaient conduit la plupart des physiologistes à rejeter cette localisation. Mais, il y a quelques années, M. Broca fut conduit à prendre en main sa défense, tout en lui faisant subir une importante modification. Dans deux cas observés à Bicêtre, et dans lesquels il avait constaté une abolition à peu près complète du langage articulé, M. Broca trouva une lésion qui siégeait dans le lobe antérieur du côté gauche,

et qui avait détruit la partie postérieure de la troisième circonvolution frontale. Ces individus n'auraient pas présenté de démence bien accusée. L'un d'eux surtout, qui était à peine paralysé, savait se faire comprendre parfaitement par une mimique très-démonstrative. M. Broca plaça donc le siége de la faculté du langage articulé dans la partie postérieure de la troisième circonvolution frontale, et il donna à l'abolition de cette faculté le nom d'aphémie, nom modifié ensuite par M. Trousseau, qui lui a substitué celui d'aphasie.

Depuis la publication du mémoire de M. Broca, de nouveaux faits ont été relatés. Un grand nombre sont dus à M. Charcot, quelques-uns ont été observés par M. Trousseau et d'autres médecins. Il y a eu même des cas de traumatisme des parties antérieures du crâne et du cerveau avec aphasie.

Il y a là évidemment quelque chose de très-remarquable dans cette abolition de la faculté du langage articulé chez des individus qui ont conservé encore en partie leur intelligence. Je dis en partie, parce que je crois, avec M. Charcot et avec M. Trousseau, que la plupart des aphasiques sont plus ou moins déments. Dans tous les cas que j'ai vus, il n'y avait aucun doute à émettre sur la diminution considérable de l'intelligence. Mais, en somme, il paraissait toujours rester aux malades assez d'intelligence pour leur permettre encore de parler. L'aphémie ne dépendait pas évidemment d'une paralysie prononcée des agents musculaires de l'articulation des sons, car, pour ne parler que de la langue, ses mouvements étaient libres en général, bien que cependant, assez souvent, le mouvement de déplacement latéral fût plus facile dans un sens que dans l'autre. J'ajoute même

qu'exceptionnellement le mouvement de protraction de la langue est très-difficile, sinon impossible. Ce qui montre bien d'ailleurs que l'abolition de la parole n'a pas lieu, dans ces cas, par une paralysie des agents de l'articulation des sons et qu'elle tient à un trouble cérébral, c'est que, parfois, les manifestations mimiques et l'expression par l'écriture sont devenues également impossibles. Une autre preuve et plus directe encore, c'est que beaucoup d'aphasiques peuvent encore articuler quelques mots qui constituent leur réponse uniforme à toutes les questions, et que même quelques-uns d'entre eux arrivent à articuler les mots qu'on les invite, avec insistance, à prononcer.

Il semblerait donc, si l'on bornait l'examen de la question de l'aphasie à l'énoncé de ces données, que réellement il existerait, dans le cerveau proprement dit de l'Homme, une région bien déterminée où résiderait la faculté du langage articulé, et que les régions voisines de celle-là seraient le siége des autres facultés d'expression. Suivant l'étendue et la profondeur plus ou moins grandes de la lésion qui atteindrait ces régions, il y aurait, soit abolition isolée de la faculté du langage articulé, soit abolition de l'ensemble des facultés d'expression.

Mais il y a des faits qui doivent nous inspirer des doutes sur la légitimité de cette localisation, ou du moins sur la valeur de l'opinion qui veut que la faculté du langage articulé ait son siége bien circonscrit dans la partie postérieure de la troisième circonvolution frontale.

D'abord, les lésions de cette circonvolution donnant lieu à l'aphasie ont été toujours, jusqu'ici, trouvées du côté gauche. On a même constaté l'existence de lésions étendues de la troisième circonvolution frontale du côté droit

sans qu'il y eût aphasie. Or, il paraît absolument certain que les deux hémisphères cérébraux doivent avoir les mêmes fonctions, et que, si les facultés sont localisées dans telles ou telles régions, elles ne sont pas les unes dans le côté droit du cerveau, les autres, dans le côté gauche, mais qu'elles doivent se trouver toutes dans chacun des deux hémisphères, et distribuées d'une façon symétrique. Il y aurait donc là, dans cette production de l'aphémie exclusivement par les lésions d'une circonvolution du côté gauche, quelque chose de si contraire à nos connaissances physiologiques actuelles, qu'on ne peut se défendre d'une certaine défiance, relativement à la signification des faits allégués.

Ensuite, et c'est là une objection décisive, on a observé des cas d'aphémie dans lesquels il n'y avait pas la moindre lésion de la troisième circonvolution frontale gauche. M. Charcot a recueilli des faits de ce genre et j'en ai vu moi-même. De plus, j'ai trouvé, chez une malade qui n'avait offert qu'un léger degré d'aphasie, une destruction absolument complète de la troisième circonvolution frontale gauche et d'une partie de la seconde, et je dis qu'un fait de ce genre est aussi extrêmement significatif ; car si la troisième circonvolution a pour fonction de présider, par un mécanisme quelconque, au langage articulé, une pareille lésion aurait dû abolir entièrement cette faculté.

Il me paraît donc impossible d'adopter l'opinion que je viens de discuter. Du reste, les mêmes arguments ne peuvent point servir à réfuter l'opinion moins exclusive qui place le siége de la faculté du langage articulé dans les lobes antérieurs du cerveau, sans préciser aucune région déterminée ; mais on peut invoquer aussi contre

cette opinion des faits auxquels elle ne saurait résister. J'ai déjà parlé des faits de M. Cruveilhier, de M. Velpeau, de M. Trousseau, j'en ai recueilli, moi-même, qui me paraissent très-péremptoires (1). Je sais bien que ces faits négatifs ne sont pas suffisants pour convaincre tout le monde ; et, bien que dans certains cas il y ait eu lésion profonde des deux lobes antérieurs sans aphasie, on voudrait plus encore, on voudrait voir un cas de destruction *complète* des deux lobes antérieurs sans aphasie (2). Mais, on peut le demander avec M. Charcot, une telle preuve sera-t-elle jamais donnée ? Et si nous étions conduit de notre côté à placer le siége de la faculté du langage articulé dans les lobes postérieurs, ne pourrions-nous pas soutenir aussi qu'on ne nous montrera jamais un cas de destruction complète de ces lobes sans aphasie ? La persistance de la vie serait-elle possible avec de semblables lésions ?

Pour nous, il nous semble que l'opinion qui localise

(1). En 1864, j'ai rassemblé toutes les observations, relatives à la question de l'aphémie, que j'avais recueillies à la Salpêtrière. Elles étaient au nombre de 12. Ce nombre peut être ainsi décomposé : Cas de lésions du lobe antérieur gauche avec aphasie, 5 ; cas de lésions du lobe antérieur gauche sans aphasie, 4 ; cas de lésions du lobe antérieur droit sans aphasie, 1 ; cas d'aphasie sans lésions des lobes antérieurs, 2. Dans l'un de ces deux derniers cas il y avait une lésion assez étendue de la circonvolution marginale postérieure atteignant un peu l'*insula*, mais les circonvolutions du lobe antérieur étaient entièrement saines. Dans l'autre cas, le ramollissement siégeait dans la partie postérieure du noyau blanc de l'hémisphère. Dans tous ces cas, il s'agissait de ramollissements anciens.

(2) Dans le cas de M. Cruveilhier, la planche qui représente le cerveau de l'idiote dont il a été fait mention plus haut, montre bien que ce n'est que la partie antérieure des lobes antérieurs qui est détruite. Il faudrait, pour que toute l'étendue des lobes fût détruite, que la lésion allât jusqu'aux scissures de Sylvius et de Rolando.

d'une façon exclusive la faculté du langage articulé dans les lobes antérieurs se trouve suffisamment réfutée par les faits que nous venons d'indiquer.

Et, en résumé, je crois que la doctrine des localisations n'a pas encore rencontré dans les faits d'abolition du langage articulé l'appui qu'elle avait espéré un moment y trouver. Il est possible, à la rigueur, que des lésions situées sur le trajet de certains faisceaux de fibres cérébrales influent plus sur telle fonction que sur telle autre, mais cela n'est pas démontré; et, quant à la substance grise corticale, il n'y a rien qui autorise une hypothèse du même genre. Depuis que l'on sait bien reconnaître les lésions de la méningo-encéphalite diffuse qui produit la paralysie générale, on a vu ces lésions occuper des siéges plus ou moins variés (avec prédominance toutefois dans les lobes antérieurs), et cependant aucun aliéniste n'a pu encore constater une concordance quelconque entre les régions altérées et le genre de troubles intellectuels.

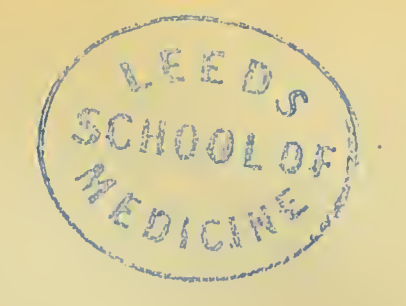
Ainsi, d'une part, il n'y a pas encore de faits pouvant plaider sérieusement en faveur de la doctrine, et, d'autre part, les résultats expérimentaux et un bon nombre d'observations pathologiques parlent contre cette dislocation des facultés, avec répartition dans des départements isolés de la substance grise. Gall et ses adeptes, et les philosophes qui, à leur suite, ont cherché à instituer cette sorte de géographie cérébrale, ont fait une œuvre plus ou moins ingénieuse, mais sans base sérieuse, et qui doit être, par conséquent, bannie de la biologie positive, c'est-à-dire de celle qui ne s'appuie que sur des faits d'expérimentation ou d'observation.

L'expérience et l'observation nous apprennent ici, quel-

que difficulté que nous puissions avoir à comprendre ces résultats, que les diverses parties des hémisphères cérébraux et surtout de leur substance grise peuvent se suppléer; qu'une partie relativement minime, surtout chez les animaux, peut suffire à remplir les fonctions du tout; et conséquemment, je le répète, la doctrine de la localisation des diverses facultés instinctives, intellectuelles et affectives, n'a aucune consistance. Encore moins pourrons-nous admettre les localisations cérébelleuses faites par Gall et ses successeurs, car tout semble concourir à montrer que le cervelet ne joue aucun rôle direct dans les diverses facultés en question.

Cette suppléance réciproque des diverses parties de la substance grise, nous l'avons déjà constatée dans la moelle épinière et le cervelet, et nous la constatons encore ici.

Mêmes modes variés d'activité dans les divers points de la substance grise du cerveau, et suppléance réciproque possible de ces divers points : tel est le résumé de cette dernière partie de nos études sur la physiologie générale du système nerveux.



TRENTE ET UNIÈME LEÇON.

16 août 1864.

SYSTÈME DU GRAND SYMPATHIQUE. — SYSTÈME NERVEUX DES ZOOPHYTES.

Notions sommaires sur le grand sympathique. — Anatomie. — Physiologie. Système nerveux des Zoophytes. — Rhizopodes. — Infusoires. — Acalèphes. — Méduses. — Échinodermes.

Système du grand sympathique.

En commençant ce cours, j'espérais remplir le cadre que j'avais tracé. Mais plusieurs des questions dont j'avais à vous parler ont demandé un examen très-étendu ; nos expériences nous ont aussi pris beaucoup de temps, si bien que je suis obligé d'abandonner le projet que j'avais formé de vous entretenir de plusieurs points de l'histoire physiologique du grand sympathique. Permettez-moi, cependant, de vous en dire quelques mots, afin de rendre plus claires certaines particularités relatives à l'étude du système nerveux des Invertébrés.

Outre le myélencéphale et les ganglions placés sur les racines des nerfs spinaux, on trouve, chez les Vertébrés, des petites masses ganglionnaires de substance nerveuse, lesquelles, d'une part, sont mises en rapport avec le système

cérébro-spinal par des filets nerveux, et, d'autre part, donnent naissance à des nerfs. Ces petites masses sont elles-mêmes reliées entre elles par des filets nerveux que l'on pourrait, par comparaison, appeler des connectifs. L'ensemble de ces ganglions, de leurs connectifs et des filets nerveux avec lesquels ils sont en rapport, constitue le système du grand sympathique.

Ce nom a été donné à ce département du système nerveux parce que l'on avait cru qu'il servait à établir des *sympathies* entre les divers organes. Nous savons maintenant combien ces idées sont inexactes dans leur sens absolu ; c'est en effet le système cérébro-spinal qui est le grand centre des actions réflexes, des associations et concaténations de mouvements ou de sensations, en un mot de presque tout ce qui avait été autrefois réuni sous le nom de sympathies.

On ne saurait cependant refuser au grand sympathique toute action de ce genre : en effet, il met en rapport les uns avec les autres des organes plus ou moins éloignés ; c'est par lui sans doute que parfois des influences émanées de l'estomac ou du duodénum se propagent vers le foie ou le pancréas.

Les ganglions du grand sympathique se présentent chez tous les Vertébrés avec une structure très-analogue. Ils sont constitués par des cellules nerveuses ressemblant à celles des ganglions spinaux, un peu plus petites en général, offrant des caractères du même genre, et ayant des relations de même nature avec des fibres nerveuses primitives. On observe, de même que pour les ganglions spinaux, des variations spéciales, suivant la classe que l'on étudie. Chez les Poissons, par exemple, nous trouvons des cellules

bipolaires dans les ganglions spinaux et dans ceux du grand sympathique, tandis que beaucoup de ces cellules paraissent unipolaires chez les Vertébrés supérieurs. Cependant j'ai trouvé dans ces ganglions, chez l'Homme, un bien plus grand nombre de cellules multipolaires que je n'en ai rencontré dans les ganglions des racines postérieures des nerfs rachidiens. J'ai même vu un prolongement d'une cellule multipolaire se ramifier. Les fibres nerveuses présentent aussi des différences; ainsi, les filets nerveux qui se rendent à la prostate, ceux qui viennent du ganglion cervical supérieur ou de son voisinage pour aller sur les carotides, les nerfs du foie et surtout les nerfs des reins, sont principalement constitués par des fibres de Remak. On y trouve d'ailleurs toujours des fibres nerveuses complètes, et leur nombre relatif varie beaucoup suivant la classe et même souvent l'ordre dont fait partie l'animal que l'on étudie à ce point de vue.

Ces ganglions sont presque tous renfermés dans les cavités splanchniques. Il en est cependant qui sont hors de ces cavités, par exemple ceux du cou. Il est vrai qu'à un certain point de vue, le cou pourrait être considéré comme une cavité splanchnique.

Les ganglions sont mis en relation par des filets nerveux avec les nerfs rachidiens résultant de la fusion de deux racines correspondantes. On a considéré autrefois ces filets nerveux comme provenant exclusivement des racines des nerfs rachidiens, et constituant les origines du grand sympathique; mais on sait aujourd'hui que ce sont, au contraire, en grande partie, des filets qui émanent du grand sympathique pour se rendre au système cérébro-spinal. Ce fait a déjà été signalé depuis longtemps, car il a été

fort bien représenté dans les magnifiques planches de Ch. Bell, qui n'était pas seulement un physiologiste éminent, mais qui était encore un artiste de talent. Toutefois l'opinion contraire régnait encore presque universellement, lorsque MM. Bidder et Volkmann soumirent à un examen approfondi la question des relations des ganglions sympathiques avec le système cérébro-spinal, et ils firent porter surtout leurs recherches sur la Grenouille, dont le grand sympathique se prête très-bien à ce genre d'études. Ils constatèrent que, chez la Grenouille, un grand nombre des fibres des *rami communicantes*, après avoir atteint les nerfs rachidiens, se dirigent au milieu des fibres de ces nerfs, de dedans en dehors, et se rendent comme elles à la périphérie. J'ai bien souvent étudié ce point de l'anatomie du grand sympathique chez la Grenouille, et je me suis assuré que la disposition indiquée par ces auteurs est tout à fait exacte. Vous pouvez d'ailleurs vous en convaincre vous-mêmes en jetant les yeux sur ces dessins micrographiques que j'ai faits sans aucune idée préconçue, et qui sont la représentation absolument sincère de la nature. Les conclusions de MM. Bidder et Volkmann ont reçu une confirmation bien remarquable par suite des travaux de M. Waller, qui a fait sur ce point une application des plus heureuses de la méthode anatomique qu'il a créée, et sur laquelle j'ai déjà appelé votre attention. Il a vu qu'après la section transversale des nerfs rachidiens, chez la Grenouille, au niveau de leur sortie du canal vertébral, les fibres de la partie périphérique de ces nerfs, examinées au bout de deux mois, sont tout à fait désorganisées, tandis que les branches communicantes du grand sympathique sont encore normales; et il a vu les

tubes nerveux de ces branches rester normaux au milieu des fibres altérées des nerfs rachidiens. Ces branches nerveuses viennent donc des ganglions sympathiques, qui sont leurs centres trophiques, et non de la moelle épinière. J'ai fait moi-même, comme je viens de le dire, de nombreuses recherches anatomiques sur ce sujet. J'ai constaté, comme d'autres histologistes, que la disposition indiquée par MM. Bidder et Volkmann, très-exacte chez la Grenouille, n'est pas entièrement la même chez les Mammifères. Les rameaux de communication entre les ganglions sympathiques et les nerfs rachidiens contiennent des fibres qui se dirigent avec ces nerfs vers la périphérie; mais il y en a un certain nombre, bien plus que chez la Grenouille, qui remontent vers la moelle et vont se mettre en rapport avec les deux racines, surtout, le plus souvent, avec l'antérieure. Dans un bon nombre de ces rameaux de communication, il est même bien certain que le nombre de ces fibres qui remontent au milieu des nerfs rachidiens, puis de leurs racines, pour aller vers la moelle épinière, est plus grand que celui des fibres qui vont avec ces nerfs vers la périphérie. Vous pouvez vous rendre compte de ces faits anatomiques, si importants au point de vue physiologique, en étudiant cette autre série de dessins pris sur nature, d'après des préparations que j'ai faites sur le Surmulot, et qui représentent les rapports du grand sympathique thoracique avec les nerfs intercostaux. Vous verrez sur ces dessins que les rameaux communicants sont composés de fibres qui n'ont pas toutes leur origine ou leur terminaison dans le ganglion d'où elles semblent venir, lorsqu'on examine ces rameaux à l'œil nu. Un bon nombre de ces fibres proviennent en réalité du

cordon thoracique du sympathique et ne font que côtoyer ou traverser le ganglion. Sur une des figures, on voit manifestement que les fibres qui, après avoir atteint le nerf intercostal, se dirigent avec lui vers la périphérie, sont presque exclusivement des fibres qui ont leur origine dans le ganglion lui-même. Les ganglions de la portion thoracique du grand sympathique, outre ces fibres et celles qu'ils fournissent aux nerfs viscéraux, sont encore les points d'origine (ou de terminaison) de fibres qui vont contribuer à la formation du cordon interganglionnaire, et qui se rendent les unes à la partie supérieure, les autres, à la partie inférieure de ce cordon (ou qui en viennent). Enfin, vous pouvez constater encore que la plus grande partie du cordon interganglionnaire, si on laisse de côté les fibres dont nous venons de parler, ne fait que s'accoler aux ganglions ou que les traverser directement. Il est clair, du reste, que ce cordon, au niveau de chaque ganglion, s'affaiblit par les quelques fibres qu'il y laisse, mais se répare, pour ainsi dire, immédiatement et plus ou moins complétement, par celles qu'il en reçoit.

Il n'en est pas moins vrai que les dispositions anatomiques décrites par MM. Bidder et Volkmann, et les résultats physiologiques obtenus par M. Waller, donnent un appui considérable aux idées de Winslow et de Bichat, qui considéraient le système nerveux du grand sympathique comme un système à part, contractant des rapports avec le système nerveux de la vie animale par des envois réciproques de fibres nerveuses.

Les filets qui émanent des ganglions du côté opposé à celui d'où naissent les *rami communicantes* sont destinés à divers organes, aux viscères, aux fibres musculaires des

parois des organes creux contenus dans les cavités viscérales. Le grand sympathique fournit aussi d'une manière toute spéciale aux tuniques musculaires des vaisseaux et des canaux des glandes.

Un fait remarquable, c'est que l'on trouve assez souvent, à l'extrémité périphérique des filets du grand sympathique, des cellules nerveuses. Je veux vous en citer deux exemples. M. Meissner a décrit le premier, dans la couche sous-muqueuse de l'intestin, un réseau très-riche des cellules nerveuses reliées les unes aux autres par leurs prolongements, et M. Auerbach en a découvert un autre réseau entre les deux couches musculaires, depuis le duodénum jusqu'au rectum. A ces réseaux de cellules nerveuses périphériques peuvent se rattacher les mouvements péristaltiques qui se produisent dans l'intestin détaché du reste de l'économie. Au lieu d'une réaction purement locale, comme celle qui devrait exister alors, si l'intestin ne contenait pas de centres nerveux dans ses propres parois, on a vu des mouvements péristaltiques succéder à l'excitation d'un seul point de l'intestin et montrer ainsi une généralisation de l'excitation produite. Cependant, je dois vous le dire, les faits anatomiques dont je vous parle, ont été mis en doute par des anatomistes très-autorisés, tandis que d'autres auteurs affirmaient leur réalité. On n'est donc pas encore fixé définitivement sur la nature de ces cellules, et il y aurait de nouvelles recherches à faire pour dissiper ces doutes. La question en vaut la peine, car il s'agit là de particularités importantes.

M. Jacubowitsch a décrit des cellules sympathiques dans la moelle épinière. Il les considère comme le point de départ des fibres du grand sympathique. Je ne sais

pourquoi il en fait le point de départ plutôt que le point d'arrivée de ces fibres. Ce serait encore là un sujet bien intéressant de recherches, car il n'est pas démontré que ces cellules de la moelle épinière se rattachent au système sympathique. Il est à peu près impossible de suivre anatomiquement les fibres sympathiques depuis les ganglions jusqu'à ces groupes cellulaires intra-médullaires. Des études physiologiques pourraient seules résoudre le problème. Mais comment aborder ce sujet par l'expérience? Je ne le sais pour le moment, mais il est évident que c'est ainsi seulement qu'on arrivera à quelques données sûres.

Nous avons vu que les anatomistes qui se sont occupés sérieusement de la question sont à peu près d'accord sur la direction des fibres dites d'origine du sympathique. Je rappelle que des expériences récentes de M. Cl. Bernard sont venues apporter une nouvelle confirmation expérimentale aux vues théoriques de Winslow et de Bichat, en faisant bien voir, ce qu'avaient déjà soupçonné quelques auteurs, entre autres Prochaska, que les ganglions sont des centres d'action réflexe. En isolant complétement le ganglion sous-maxillaire des autres centres nerveux, il y a pu provoquer des phénomènes excito-moteurs et déterminer par son intermédiaire une sécrétion réflexe de la glande salivaire sous-maxillaire.

Les expériences faites sur le système sympathique sont très-nombreuses, et je regrette bien de n'avoir pas le temps de les répéter devant vous. Je n'en ferai qu'une, parce qu'elle est en quelque sorte classique, et que c'est celle qui peut le mieux donner un spécimen des fonctions dévolues au grand sympathique.

Sur ce Lapin, nous pratiquons la section du grand sympathique au cou, et, comme Pourfour du Petit, qui a fait cette belle découverte, nous constatons le rétrécissement de la pupille du côté correspondant. Je vous ferai de plus remarquer que cette constriction dure fort longtemps. Si, comme le fit M. Biffi en 1845, nous galvanisons le bout supérieur, nous observons que la pupille se dilate, et qu'elle se rétrécit dès que nous cessons cette galvanisation. Cette expérience fut reprise par MM. Waller et Budge (1851, 1852), et ils firent connaître un nouveau fait bien intéressant. Ils montrèrent en effet qu'en électrisant une certaine partie de la région cervico-dorsale de la moelle épinière, on obtient le même résultat qu'en excitant directement le cordon cervical du grand sympathique. Cette partie de la moelle paraît donc être le lieu d'origine des nerfs sympathiques destinés à l'iris, et ces auteurs lui donnèrent le nom de centre cilio-spinal. Les hémisections de la moelle dans cette région ont naturellement un effet inverse, et déterminent par conséquent une constriction de la pupille.

Nous arrivons à la découverte si importante de M. Cl. Bernard. Il coupe au cou le filet du grand sympathique, et il observe une constriction de la pupille et, en même temps, il constate la dilatation des vaisseaux et l'élévation de la température dans toute la moitié correspondante de la tête. Ces faits sont du plus haut intérêt, car ils ont fait connaître l'influence du grand sympathique sur la calorification ; et, en outre, ils ont démontré d'une façon péremptoire que les vaisseaux sont contractiles. Dans les anciennes pathologies on avait soupçonné cette contractilité sans en fournir la preuve; on lui avait même fait jouer

un grand rôle, bien que ce ne fût en quelque sorte qu'une vue de l'esprit. L'usage du microscope permit d'aller plus loin et stimula l'ardeur des anatomistes. Henle considéra comme musculaires les fibres transversales dont il signala l'existence dans les parois des vaisseaux, et il en tira immédiatement des conséquences importantes, relatives à la physiologie et à la pathologie. Stilling adopta ces vues et les étendit. Ce fut lui qui donna aux nerfs qu'il supposa se rendre à ces vaisseaux le nom de nerfs vaso-moteurs, nom qu'ils portent encore aujourd'hui. Mais, il faut bien le dire, ces idées fondées uniquement sur des faits anatomiques pouvaient être erronées. On pouvait avoir été abusé par une ressemblance de formes. Rien ne donnait la preuve que les fibres de la tunique moyenne des vaisseaux étaient bien des fibres musculaires. Il fallait que l'expérience vînt confirmer les données de l'anatomie, et c'est ce résultat que fournirent les travaux de MM. Claude Bernard, Brown-Séquard, Waller, Schiff.

Je vous rends témoins des phénomènes signalés par M. Claude Bernard. Vous voyez que chez ce Lapin, chez lequel on a coupé le cordon cervical du grand sympathique, l'oreille devient plus vasculaire, pour ainsi dire, ou plutôt, que les vaisseaux s'y dilatent et que la chaleur y augmente. Si, comme M. Brown-Séquard le fit peu de temps après la publication de la découverte de M. Cl. Bernard, on galvanise le bout supérieur du cordon coupé, les vaisseaux se contractent, le sang disparaît et la température baisse. C'est même cette expérience qui a conduit M. Brown-Séquard à donner le premier l'explication, aujourd'hui généralement admise, des phénomènes que M. Cl. Bernard venait de faire connaître. M. Brown-

Séquard s'attacha à montrer que la plupart de ces phénomènes étaient des conséquences de la paralysie des fibres musculaires des parois des vaisseaux. M. Cl. Bernard, M. Waller, M. Schiff, arrivaient quelques mois plus tard, par des expériences semblables, et sans connaître la publication faite en Amérique par M. Brown-Séquard, à la même manière de voir. Je tiens à vous faire observer que cette expérience prouve bien la contractilité dans les vaisseaux d'un moyen calibre. Mais elle n'implique pas du tout que les parois des vaisseaux capillaires véritables soient contractiles, comme on le dit si souvent. Les vaisseaux capillaires ne sont pas contractiles, sachez-le bien. Et si quelques doutes existent encore relativement à ce fait physiologique, c'est à cause des fausses idées que certains histologistes ont émises sur la classification des vaisseaux. On admet encore aujourd'hui des vaisseaux capillaires de plusieurs ordres, de trois ordres. Eh bien, à parler strictement, physiologiquement, il n'y a qu'un seul ordre de capillaires, ou bien il faudrait rayer ce mot de la science. Les vrais, les seuls capillaires, ce sont ces vaisseaux dont la paroi est constituée par une membrane anhiste, qui sont les intermédiaires entre les dernières artérioles et les premières veinules (1). Ce sont ces vaisseaux qui seuls ont

(1). Dans ces dernières années on a décrit des anastomoses directes entre les artères de petit calibre et les veinules, anastomoses qui permettraient au sang de passer directement des artères dans les veines, sans parcourir la voie des capillaires. On a même fondé des considérations physiologiques d'une certaine importance sur cette donnée. Mais le fait est-il aussi bien établi qu'on le dit ? Est-il au moins aussi constant ? J'ai voulu voir si des communications de ce genre existent chez le Chien, dans le système vasculaire des membres postérieurs. Une canule étant fixée dans l'artère fémorale d'un membre détaché du tronc, j'ai injecté vers le

pleinement droit à former une catégorie spéciale. Ce sont eux, en effet, qui ont exclusivement des fonctions spéciales. C'est là seulement que s'exécutent les échanges respiratoires, excitateurs et nutritifs. Or ces canalicules sont dénués de toute contractilité, et lorsqu'on vous parle de contraction des capillaires, on commet un abus bien regrettable de langage. En résumé, les artères et les artérioles, les veines et veinules sont contractiles à des degrés divers; les capillaires ne le sont pas.

Le grand sympathique a, chez les autres Vertébrés, la même action sur les vaisseaux que celle que vous venez de constater chez les Mammifères. Voyez ces Grenouilles auxquelles j'ai enlevé, par avulsion, le ganglion cervical d'un côté. Vous pouvez reconnaître qu'il y a, outre la constriction de la pupille du côté correspondant, dilatation des vaisseaux de l'œil et rougeur très-marquée de la membrane muqueuse de toute la moitié correspondante de la cavité

pied de l'eau tenant en suspension de la poudre de lycopode. Après plusieurs injections assez copieuses, j'ai examiné l'eau sanguinolente qui se trouvait dans la veine crurale : elle ne contenait pas une seule spore de lycopode. J'ai fait plusieurs fois cette expérience, et elle m'a toujours donné le même résultat. Elle permet de conclure que chez le Chien, ou bien il n'y a pas entre les artères et les veines d'autre communication que celle qui est fournie par les capillaires, ou bien cette communication n'a lieu qu'entre des vaisseaux d'un diamètre inférieur à celui des spores de lycopode (3 centièmes de millimètre, en moyenne).

J'ai fait aussi deux essais semblables sur les membres supérieurs de l'Homme. L'injection d'eau tenant en suspension de la poudre de lycopode était injectée par l'artère radiale, à la partie supérieure de l'avant-bras. Le résultat a été le même : c'est-à-dire que j'ai cherché, après l'injection, des spores de lycopode, dans les diverses veines de l'avant-bras, sans en trouver une seule. J'ai à peine besoin de dire que toutes les artères et artérioles en contenaient des quantités considérables.

buccale. Je suis même convaincu qu'en se plaçant dans certaines conditions, et en employant un moyen thermométrique très-sensible, on trouverait une légère élévation de température du côté opéré.

Je ne puis que vous donner un sommaire très-restreint de l'étude qu'il faudrait faire relativement au grand sympathique. Je me borne à vous dire en courant, en quelque sorte, qu'il a une grande action sur la nutrition et sur les sécrétions, non pas d'une façon directe, mais bien en réglant le cours du sang, en agissant sur les canaux qui le contiennent. Il a aussi, et de la même façon, une très-grande influence sur la respiration et la chaleur animale.

Je m'arrête, faute de temps, dans cette trop insuffisante énumération, pour vous présenter quelques considérations sur le système nerveux des principaux groupes du Règne animal.

Système nerveux des Zoophytes.

Examinons d'abord les Invertébrés ; tout d'abord nous nous trouvons en présence des Protozoaires et des Zoophytes.

Pour les Rhizopodes, qui forment la classe la plus inférieure, nous avons vu qu'ils ne présentent aucun indice de système nerveux, bien qu'ils aient un certain degré de mouvement spontané et une excitabilité non équivoque. Ont-ils de l'instinct ? Quelques auteurs, M. Carpenter entre autres, ne leur en accordent pas, et les assimilent sous ce rapport aux plantes douées d'excitabilité. On voit des expansions qui se forment, s'accroissent, s'allongent, se raccourcissent, disparaissent, se montrent de nouveau. Mais tous ces mouvements sont éventuels, aveugles, sans adaptation manifeste à un but, sans apparence d'intention vo-

lontaire. Ces expansions adhèrent à un objet placé à leur portée, puis, à la suite d'une sorte d'excitation produite par ce contact, elles se rétractent petit à petit. Si l'objet est plus lourd que le corps de l'animal, ce dernier est transporté, d'où il y a locomotion. Si au contraire l'objet est moins lourd que l'animal, l'objet est attiré. Il n'y a dans ces actes rien de volontaire. Pour la digestion, il en est de même : la préhension des aliments paraît n'être dirigée par aucun instinct, et je ne saurais vous citer, à l'appui de cette proposition, de meilleur exemple que le *Pamphagus*. Ce Protozoaire fait pénétrer dans son corps tout objet qui se trouve à sa portée, et rejette ce qui est impropre à sa nutrition. Il en est aussi de même pour la reproduction. Elle s'effectue par la séparation de petites parcelles du corps même de l'animal ; mais cette séparation est pour ainsi dire accidentelle, ne paraît soumise à aucune loi préfixe, et a lieu vraisemblablement sans intervention d'un instinct particulier. Aussi, en examinant ces fonctions, on peut réellement être conduit, avec M. Carpenter, à refuser à ces animaux l'instinct ; par conséquent l'absence de tout système nerveux chez eux n'aurait rien que de très-compréhensible.

Les Infusoires proprement dits, lesquels sont rangés parmi les Protozoaires, paraissent avoir de l'instinct, et cependant il n'y a pas non plus chez eux de système nerveux nettement reconnaissable. Des auteurs, s'appuyant sur l'absence de système nerveux, veulent refuser à ces animaux de l'instinct. Je crois que c'est aller beaucoup trop loin. On peut ne pas trouver un système nerveux ayant une forme spéciale ; mais il peut fort bien y exister de la

matière nerveuse amorphe, diffuse, ainsi que je vous l'ai déjà dit. Dans toute la classe des Polypiers, nous trouvons la même difficulté pour l'instinct. Dans la classe des Hydraires, dont le type le plus connu est l'Hydre ou Polype d'eau douce, il n'y a pas davantage de système nerveux. De même chez les Zoanthaires. Chez les Actinies, par exemple, les recherches de M. Hollard ont démontré que lorsqu'on excite un tentacule, l'animal le retire, mais ce n'est que successivement que les autres tentacules ressentent l'impression et l'accusent par un mouvement de retrait. Il ne paraît pas y avoir de centre nerveux commun pour les divers tentacules ; autrement, à l'occasion d'une excitation un peu forte d'un des tentacules, tous les tentacules exécuteraient simultanément un mouvement plus ou moins accusé. J'en dirai autant des Madrépores, des Antipathes, des Gorgonaires, des Corallidés. Il y a, chez ces animaux qui se construisent des loges, des manifestations que l'on pourrait qualifier d'instinctives; et cependant, comme dans les Polypes d'eau douce, il n'y a pas de rudiments reconnaissables de système nerveux.

C'est chez les animaux de la classe des Acalèphes, que l'on trouve les premiers linéaments du système nerveux. Je crois que quelques anatomistes ont admis trop facilement comme appartenant à un pareil système tel ou tel filament, tel ou tel glomérule gangliforme; les indications de Grant, par exemple, me paraissent erronées en grande partie: mais il y a quelques faits qui me paraissent bien établis.

M. Milne Edwards a décrit le premier, dans une sorte de Béroé (*Lesueuria vitrea*) un petit corps d'aspect gan-

glionnaire, situé au-dessous du point oculiforme, et donnant naissance à un grand nombre de filaments. De plus, dans chacune des côtes de cet Acalèphe, on trouve un filament nerveux longitudinal d'où naîtraient, à des intervalles réguliers, des faisceaux de ramuscules. Il y aurait même peut-être un petit renflement gangliforme à l'origine des branches correspondant aux crêtes. M. Milne Edwards a décrit aussi un appareil à peu près semblable chez une autre espèce de Béroé (*Beroe Forskalii*). L'existence d'un système nerveux analogue a été constatée sur d'autres genres (*Cydippe*, *Eucharis, Medea*), par Will (*Horæ Tergestinæ*).

Chez les Méduses, Ehrenberg a décrit un ganglion à la base de chaque tentacule, au niveau de ces organes qu'il avait désignés comme des organes visuels, à cause du pigment qu'ils présentent souvent. Quelques auteurs, au contraire, comme Will, ont voulu y voir un appareil auditif parce que ces organes contiennent des corpuscules calcaires de forme cristalline comparables à l'otoconie, cette poussière blanchâtre que l'on trouve dans l'oreille interne des Mammifères. D'après M. Agassiz, qui a fait des recherches microscopiques sur ce sujet, le système nerveux des Méduses consiste en un cordon simple ou rang de cellules ovalaires formant un anneau autour du bord inférieur de l'animal et s'étendant d'une tache oculaire à l'autre. Ce cordon suit le canal chymifère circulaire, et donne naissance à des filaments qui s'accolent à la face interne de chaque branche verticale de ce canal; ces filaments forment en haut de ces branches un autre cercle, comme on le voit sur la *Sarsia mirabilis*. Ce système est formé par une substance entièrement cellulaire dont l'élément est une cellule ovi-

forme; on y chercherait en vain des fibres véritables. Cependant, d'après M. Agassiz, chez l'*Hippocrene superciliaris*, le cercle supérieur et les filaments qui en partent seraient constitués par des éléments filamenteux et différeraient par conséquent de ce qui existe chez la *Sarsia*. Mais la disposition de ce cercle et de ses filaments ressemble tant à ce qui existe chez la *Sarsia*, que M. Agassiz pense qu'on ne peut guère douter de la nature nerveuse de ces parties.

Aucune expérience n'a été tentée sur ces animaux pour étudier les fonctions de leur système nerveux. Il est évident qu'ils sont excitables et qu'ils se meuvent; il est probable qu'ils ont de l'instinct, mais où en chercher la preuve? M. Agassiz ne mentionne qu'un seul fait expérimental; il a constaté que l'on pouvait engourdir ces animaux avec l'éther et avec le chloroforme. Mais vous savez déjà combien de telles expériences sont peu significatives. Vous savez que l'on peut obtenir le même effet sur la sensitive.

Chez les Échinodermes, qui présentent déjà un degré supérieur d'organisation, dont la peau est revêtue parfois d'appendices calcaires, dont la bouche est également armée de mandibules dures, on a décrit un système nerveux.

Tiedemann a, le premier, décrit chez l'Astérie un système nerveux concentrique à la bouche. De cet anneau nerveux partent des filets extérieurs qui se rendent à chaque rayon et d'autres filets intérieurs qui se dirigent vers la bouche. On possède au musée d'anatomie d'Heidelberg la préparation de Tiedemann, qui montre cette disposition.

Une disposition analogue a été décrite par Krohn

chez les Échinoïdes (Oursins et Spatangues) ; mais cette disposition qui, sur une figure schématique, paraît de la plus grande clarté, est, en réalité, extrêmement difficile à constater. Ni Tiedemann, ni Krohn, n'ont vu de ganglions dans l'anneau œsophagien qu'ils ont décrit. Wagner en aurait vu ; mais il est, je crois, douteux qu'il n'y ait pas eu là quelque illusion.

J'irai plus loin : je crois que le fait même de l'existence du système nerveux, tel qu'il a été décrit par les précédents auteurs, pourrait être mis en doute. Je l'ai cherché avec soin chez les Astéries, mais en vain ; j'en dirai autant des Spatangues, et, pour ces derniers animaux surtout, il n'y a aucune difficulté de dissection. Aussi, si le système nerveux existait, on l'aurait facilement aperçu.

Il paraît au contraire assez bien démontré que ce système existe chez les Holothuries, sous une forme assez analogue à celle qui a été décrite chez les Astéries et que nous venons de déclarer très-douteuse. D'après Müller, il y aurait aussi une disposition analogue chez les Ophiures, et enfin, d'après MM. de Quatrefages et Wyville Thomson, chez les Synaptes.

Ce que j'ai dit relativement aux Astéries et aux Oursins ne s'applique du reste qu'à la description qui a été donnée, et non à l'existence même du système nerveux.

Chez ces animaux, Ehrenberg a décrit des taches oculaires. Vous pouvez voir à l'extrémité de chacun des rayons de ces Astéries, conservées dans l'alcool, un petit point rougeâtre que l'alcool a d'ailleurs en partie décoloré. Ce sont là les yeux rudimentaires des Astéries. Dans un mémoire assez récent, M. Ernst Haeckel a étudié, à propos de ces yeux, les éléments qui vont se mettre en rapport

avec ces organes et qui lui ont paru faire partie du système nerveux. Il a décrit des fibres nerveuses cylindriques, devenant variqueuses dans l'eau, et des cellules nerveuses apolaires.

On n'a pu faire que très-peu d'expériences dans le but de répondre aux questions qui se rattachent à l'existence et aux fonctions du système nerveux chez ces animaux.

J'ai essayé d'empoisonner des Astéries par le curare ; ces tentatives n'ont eu que des résultats négatifs. Mais évidemment on ne peut tirer de là aucune conclusion d'une valeur sérieuse. J'ai cherché ensuite si quelques vivisections ne pourraient pas fournir des données utiles, soit au point de vue anatomique, soit au point de vue physiologique, et voici les expériences que j'ai faites.

Tous les animaux ont une tendance à une attitude normale. Cette tendance se trouve donc chez les Vertébrés et chez les Invertébrés, et, chez les premiers, il est facile de voir qu'il s'agit là d'un fait indépendant de la volonté, car cette tendance, ainsi que nous l'avons vu, se manifeste tout aussi bien après l'ablation du cerveau proprement dit, que lorsque l'encéphale est tout à fait intact (Batraciens). Cette tendance est d'ailleurs tout aussi impérieuse chez les animaux inférieurs que chez les animaux supérieurs. Ainsi, lorsqu'on place dans l'eau une Astérie sur le dos, elle remue presque aussitôt ses tentacules, cherche à les fixer au sol et y parvient au bout de quelques instants. Elle retourne alors le rayon dont les tentacules se sont les premiers fixés, puis successivement elle retourne ses quatre autres rayons. J'ai décrit ailleurs ces phénomènes dans tous leurs détails (*Soc. de biologie*, 1861). On peut se demander

si l'Astérie mise en expérience n'est pas dirigée, dans les efforts qu'elle fait pour se retourner, par la vue qui lui indiquerait qu'elle n'est plus dans son attitude normale et qui dirigerait en même temps le sens de ses efforts. Mais l'examen seul des mouvements que l'animal exécute, de leur incertitude, de leurs variétés, suffirait pour montrer l'inanité de cette hypothèse, d'après laquelle d'ailleurs il faudrait admettre chez les Astéries une vue bien plus développée que celle qu'elles peuvent avoir, vu l'imperfection des points oculiformes. On peut du reste dissiper tous les doutes qui pourraient exister sur ce sujet : on peut enlever l'extrémité de chacun des rayons avec l'œil rudimentaire qui s'y trouve, placer l'Astérie ainsi opérée sur sa face dorsale, dans l'eau, et on la voit exécuter les mouvements nécessaires pour se tourner sur sa face tentaculaire, exactement comme le ferait une Astérie intacte.

Si l'on pratique, sur chaque côté d'un rayon, une section passant par l'angle rentrant qui le sépare des deux rayons voisins, de telle sorte que les deux sections aillent se rencontrer sur l'orifice buccal de l'animal, on voit le rayon ainsi détaché du reste de l'animal revenir à sa position normale, lorsqu'on le pose sur sa face dorsale, et conserver son attitude normale dès qu'il l'a reprise.

Si l'on pratique la section dans un autre sens, si l'on sépare un rayon du reste de l'animal par une section transversale passant près de la base de ce rayon, le tronçon ainsi isolé se livre à des mouvements désordonnés, se retourne pour se renverser quelques instants après, et ne parvient pas à garder son attitude normale, lorsqu'il réussit à la reprendre. Au contraire, l'animal mutilé, réduit à quatre rayons, reprend et conserve très-bien son attitude normale.

La différence que nous observons dans ces expériences entre un rayon séparé du reste de l'animal, de façon à être en rapport avec sa propre partie basilaire, et un rayon séparé de sa base, semble indiquer qu'il y a dans cette partie basilaire de chaque rayon une disposition organique qu'il faut regarder comme le point de départ de ce que j'appelle, pour la commodité du langage, la tendance à l'attitude normale.

En second lieu, il est facile de montrer expérimentalement que les divers rayons d'une Étoile de mer sont en rapport les uns avec les autres pour l'exécution du mouvement de renversement du corps, et qu'il y a là une sorte de vague *consensus*, sans lequel le mouvement n'arriverait presque jamais à bonne fin. En effet, si l'on pratique deux sections partant de chaque côté d'un des rayons, c'est-à-dire de l'angle rentrant qui le sépare des deux rayons voisins, et se dirigeant vers la circonférence de l'ouverture buccale, mais sans se prolonger jusqu'au centre de cette ouverture, le rayon en question ne sera pas entièrement détaché du reste de l'Étoile de mer, mais on aura tranché en grande partie ses moyens d'union avec les autres rayons. Or, dans ces conditions, si l'Astérie est mise sur le dos, on verra que, pendant que les quatre rayons intacts tenteront de faire reprendre à l'animal son attitude normale, le rayon à moitié détaché travaillera pour son propre compte, en égoïste, se retournera, et, d'ordinaire, rendra très-difficile, sinon impossible, le mouvement d'ensemble qui doit remettre l'Astérie sur sa face tentaculaire. Si les sections ont été faites de façon à isoler à moitié deux rayons du reste de l'Étoile de mer, jamais elle ne parviendra à reprendre son attitude normale, à cause du travail désharmonique et toujours inverse des deux parties de l'animal.

Les effets de ces expériences semblent ne pouvoir s'expliquer qu'en admettant une disposition du système nerveux analogue à celle qui a été décrite par Tiedemann. Cependant, je le répète, mes recherches anatomiques ne m'ont pas permis de constater *de visu* cette disposition. C'est un sujet qui mérite assurément de fixer de nouveau l'attention des anatomistes. Ce qu'il faut surtout, ce sont des études histologiques qui puissent déterminer d'une façon exacte la signification des parties auxquelles on donne, trop facilement peut-être, et sur des indices insuffisants, le nom de système nerveux.

En tout cas, en admettant la réalité de l'existence du système nerveux chez un grand nombre de Zoophytes, cet appareil serait évidemment encore bien rudimentaire, et ses fonctions seraient encore bien restreintes. Les Zoophytes ont une excitabilité manifeste, des mouvements spontanés non douteux, mais incomplétement dirigés par la volonté. Il n'y a encore que quelques faibles lueurs d'instinct. Un instinct assez remarquable, semblable à celui qui existe chez des animaux des autres embranchements, a été signalé chez certains Oursins, les Oursins perforants, qui exécutent dans les rochers un travail de perforation analogue à celui que pratiquent les Pholades.

Telles sont les considérations auxquelles je suis forcé de me borner, relativement à l'étude physiologique du système nerveux chez les Zoophytes. Nous voyons là ce système à l'état rudimentaire, lorsqu'il existe, et les fonctions dites nerveuses sont à peine ébauchées. Nous allons voir le système nerveux et ses diverses fonctions se perfectionner d'une façon notable chez un certain nombre d'animaux de l'embranchement des Mollusques.

TRENTE-DEUXIÈME LEÇON.

16 août 1864.

MOLLUSQUES.

Bryozoaires. — Tuniciers. — Acéphales. — Céphalophores. — Céphalopodes. — Anatomie et structure. — Physiologie. — Effets des excitations. — Extirpation des ganglions. — Effets des poisons.

Dans la classification de Cuvier, après l'embranchement des Zoophytes, vient, dans l'ordre de complication croissante, celui des Mollusques. J'adopte pour l'ordre de mes leçons ce mode de rangement, parce qu'il est fondé sur l'étude du système nerveux. Chez les Mollusques, le système nerveux, dans les types les plus nets, est formé principalement par deux ganglions situés l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'œsophage. Le *ganglion sus-œsophagien* peut être comparé au cerveau des animaux supérieurs, et le *ganglion sous-œsophagien*, nommé *ganglion pédieux* par un grand nombre d'anatomistes, représente plus ou moins complétement le reste du système nerveux. Ces deux ganglions sont reliés l'un à l'autre par deux cordons qui naissent des parties latérales d'un des ganglions, et passent l'un à droite,

l'autre à gauche de l'œsophage pour aller se rendre à l'autre ganglion, en formant ainsi une sorte de collier, le *collier œsophagien*, au milieu duquel passe l'œsophage. Ce type est plus ou moins modifié suivant les degrés de perfectionnement de l'organisme.

On peut diviser les Mollusques, en procédant de bas en haut, en cinq classes : les *Bryozoaires*, les *Tuniciers*, les *Acéphales*, les *Céphalophores* ou *Céphalidés*, et enfin les *Céphalopodes*. Le système nerveux devient de plus en plus compliqué, au fur et à mesure que l'on se rapproche de ces derniers. Il se compose, d'ailleurs, comme partout, de parties centrales et de parties conductrices ; mais la structure caractéristique de ces parties devient aussi de plus en plus manifeste, en allant des classes inférieures aux supérieures.

Les *Bryozoaires* avaient été décrits par Trembley, à côté des Polypes d'eau douce, et ils avaient été placés par Cuvier et par d'autres naturalistes dans l'embranchement des Zoophytes. Au premier coup d'œil, ils ont, en effet, une ressemblance très-grande avec ces animaux, et forment, pour ainsi dire, une transition entre les deux embranchements. Depuis lors, on les a étudiés de plus près, grâce au microscope, et l'on a reconnu qu'ils ont une organisation bien supérieure à celle des Zoophytes : leur nom leur a été donné par M. Ehrenberg, qui le premier en a fait une classe distincte. Ces animaux, dont le plus grand nombre habitent la mer, mais dont quelques genres vivent dans les eaux douces, présentent une peau encroûtée de sels calcaires ou de chitine et possèdent déjà une structure assez complexe. Ils ont un canal digestif complet, avec des organes reproducteurs. Leur bouche est entourée d'appendices non rétractiles et

garnis de cils vibratiles, appendices que M. Van Beneden a proposé d'appeler *branchiules* pour rappeler leur rôle physiologique : ces appendices paraissent en effet remplir le rôle d'organes respiratoires. Les Bryozoaires vivent en agrégations plus ou moins nombreuses, formant des sortes de polypiers. Comme types de cette classe, on peut citer les *Cristatelles*, les *Plumatelles*, les *Alcyonelles*, les *Pédicellinés*, les *Flustres*, les *Rétépores*, les *Vésiculaires*, etc.

Leur système nerveux est encore assez simple ; il y a un seul ganglion, le ganglion dit *cérébroïde*. Mais j'appelle votre attention sur un fait bien intéressant, signalé par M. Fritz Müller. Outre ce ganglion isolé, ce naturaliste a décrit un système nerveux commun à toute une colonie, à tout un polypier, et mettant, par une sorte de plexus, les ganglions de tous les individus en relation les uns avec les autres. Ce plexus est ce qu'il appelle le *système nerveux colonial*. Sur une espèce de *Serialaria* le faux polypier se divise dichotomiquement ; de chaque division se détachent des individus sous forme de bourgeons. Un plexus nerveux parcourt les tiges, donne des divisions aux branches, et de ces divisions partent des filets nerveux qui se rendent au ganglion de chaque individu. Grâce à ce système nerveux colonial, la colonie peut se mouvoir tout entière, et une excitation produite sur un des individus peut se transmettre à toute l'agrégation.

Nous passons à des animaux plus compliqués, aux *Tuniciers*, qui ont été ainsi nommés par Lamarck.

Ici encore nous trouvons une seule masse ganglionnaire, située à la face dorsale, comme dans les Ascidies, par exemple, masse qui peut, comme chez les Salpes, être

formée de plusieurs ganglions jaunâtres envoyant des filets nerveux dans toutes les directions. On trouve parfois chez les Tuniciers des organes de sens, il en est qui possèdent huit yeux, quelquefois des vésicules auditives. Chez ces animaux, on n'a aucune notion précise sur la physiologie du système nerveux.

Les *Acéphales* sont plus connus; ils forment de nombreux genres garnis de coquilles bivalves, et nous pouvons citer comme types: l'Huître, la Moule, le Peigne, le Solen, l'Anodonte, l'Avicule, etc. Le système nerveux de ces animaux est constitué essentiellement par quatre ganglions. De chaque côté de leur bouche, qui est garnie de quatre palpes labiaux, il y a un petit ganglion: les deux ganglions sont reliés l'un à l'autre, non par un collier, mais par une simple commissure. De ces ganglions partent deux filets nerveux qui vont aboutir à deux ganglions qui se trouvent à l'autre extrémité de l'animal. Ces deux ganglions postérieurs sont eux-mêmes réunis par un connectif, et l'ensemble forme un anneau allongé qui embrasse le tube intestinal tout entier et constitue une sorte de collier intestinal. On trouve de plus ordinairement, chez les Acéphales qui ont un pied, deux ganglions abdominaux ou pédieux, reliés l'un à l'autre, quelquefois confondus en un seul, et unis aux ganglions antérieurs par des connectifs. On reconnaît ici facilement les caractères morphologiques ordinaires du système nerveux; les ganglions présentent une coloration assez tranchée, jaunâtre ou orangée, qui permet de les distinguer assez aisément: mais on ne peut pas, en général, y trouver des cellules ganglionnaires; et ils semblent alors entièrement formés de matière nerveuse gra-

nuleuse amorphe. Ces ganglions envoient des filets aux principaux organes, et c'est ici que nous trouvons pour la première fois un système nerveux splanchnique ou sympathique, dont lès filaments partent des cordons de communication qui unissent les divers ganglions dont nous venons de parler, et vont se rendre aux organes digestifs, au cœur et aux organes génitaux. Ces filaments ne présentent aucun renflement ganglionnaire sur leur trajet.

Nous arrivons aux animaux que Siebold a nommés *Céphalophores*, et que MM. Gervais et Van Beneden proposent d'appeler *Céphalidés*. On a divisé cette classe en trois sous-classes : les Ptéropodes, les Hétéropodes et les Gastéropodes. Nous laisserons de côté les Hétéropodes dont la constitution offre une assez grande analogie avec celle des Acéphales. Dans les autres sous-classes, le collier nerveux œsophagien offre les caractères typiques, et nous trouvons dans les ganglions des cellules nerveuses bien distinctes.

Vous connaissez les discussions célèbres de Cuvier et de Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de composition, discussions qui ont passionné le monde savant et qui ont été la source de grands progrès en anatomie philosophique. Ces discussions n'auraient pas eu lieu si l'on avait envisagé les organites, et non les organes. Dans tout le Règne animal, il y a la plus admirable unité de structure, la plus grande analogie des éléments anatomiques. Je ne prends que deux exemples bien saillants, les muscles et le système nerveux. Vous savez tous qu'il y a deux ordres de muscles, les uns sont constitués par des fibres lisses, les autres par des fibres striées. Les fibres lisses se rencontrent avec les mêmes caractères dans toute la série animale. Chez un certain

nombre d'animaux, elles existent seules. Les fibres striées se retrouvent dans les trois embranchements les plus élevés. Elles sont très-répandues chez les Annelés ou les Articulés, même dans les muscles de la vie organique; elles existent chez certains Mollusques, par exemple dans les muscles rétracteurs des Peignes. Les éléments anatomiques du système nerveux présentent aussi une assez grande constance de formes dans la série animale. Cette uniformité est surtout bien remarquable lorsque l'on considère les cellules nerveuses dans les différents groupes des Mollusques, des Annelés et des Vertébrés.

Chez les Mollusques, comme dans les deux embranchements qui nous restent à voir, les ganglions nerveux ont pour éléments anatomiques figurés, des cellules constituées par de grandes vésicules contenant une matière finement granuleuse au milieu de laquelle on voit un noyau ; et ces cellules sont munies de prolongements. Ici, le noyau est remarquable par ses énormes dimensions qui s'expriment par des centièmes de millimètre (1). Ce noyau est souvent dépourvu de nucléole et présente un aspect particulier qu'il doit à des granulations assez grosses. Souvent la cellule contient, comme chez les Vertébrés, outre le noyau, du pigment plus ou moins coloré qui lui donne une teinte rou-

(1) Une cellule de grande dimension, provenant d'un ganglion d'Escargot, avait 22 centièmes de millimètre de diamètre ; son noyau avait 15 centièmes de millimètre de diamètre. Il y a des cellules plus grandes encore, avec un noyau offrant la même dimension relative, à peu près. Une cellule de petite dimension avait 25 millièmes de millimètre de diamètre, et son noyau 20 millièmes. Il y a également des cellules plus petites. La forme des cellules, d'un contour peu régulier, parfois polyédrique, est souvent arrondie, et d'ordinaire alors un peu allongée ; le noyau a une forme arrondie ou elliptique.

geâtre ou orangée. Quant aux prolongements, ils constituent vraisemblablement l'origine ou la terminaison des fibres nerveuses, et ils ont une ressemblance extrême, comme caractères histologiques, avec ceux des cellules nerveuses des Vertébrés. J'ai recherché si l'on pouvait découvrir une relation directe entre le noyau des cellules et les prolongements polaires. Je n'ai jamais pu suivre un seul prolongement jusqu'au noyau. Ici, en tout cas, la relation, si elle existe, ne saurait être comparée à celle que M. Lieberkühn dit avoir constatée dans certaines cellules ganglionnaires des Vertébrés, car le plus souvent il n'y a pas de nucléole dans les noyaux des cellules des Gastéropodes.

Y a-t-il, dans le système nerveux des Mollusques, des cellules ayant des caractères morphologiques distincts? Retrouve-t-on ici quelques-unes des formes qui ont fait classer par certains anatomistes les cellules de la moelle épinière en espèces anatomiquement et physiologiquement distinctes? M. Salvatore Trinchese a répondu affirmativement à cette question. Il y aurait, suivant lui, des cellules motrices et des cellules sensitives. J'ai examiné bien attentivement et à bien des reprises la structure des ganglions de ces animaux, j'ai dessiné un grand nombre des cellules qui les constituent, et je ne vois pas qu'une pareille distinction ait le moindre fondement solide. Le fait d'une différence caractéristique entre les diverses cellules sous le rapport de la forme, suivant qu'elles sont motrices ou sensitives, fait si peu prouvé pour les Vertébrés, est ici bien plus douteux encore. Relativement aux dimensions, tout ce que l'on peut dire, c'est que les ganglions cérébroïdes contiennent plus de petites cellules que les autres ganglions.

Lorsqu'on étudie la structure des ganglions cérébroïdes ou sous-œsophagiens, en examinant à l'aide du microscope des tranches minces, excisées dans le sens transversal ou dans le sens antéro-postérieur, on reconnaît facilement que la plupart des cellules ne sont pas disséminées dans toute l'étendue des masses ganglionnaires. Elles sont rassemblées en groupes plus ou moins nombreux, et, dans ces groupes, elles sont en général accolées les unes aux autres, à peu près comme le sont les cellules hépatiques dans le foie des Mammifères. De plus, on voit que chacun des groupes est enveloppé d'une sorte de capsule formée de tissu conjonctif, et ouverte sans doute dans un sens, pour laisser passer, soit les prolongements polaires des cellules, soit les fibres nerveuses qui se mettent en rapport avec ces prolongements. Les cellules, dans les points où elles sont le plus serrées les unes contre les autres, se déforment réciproquement et tendent à prendre une forme plus ou moins nettement polyédrique. Celles qui sont à la périphérie des groupes ont souvent une forme pyramidale ou conique, leurs bases étant dirigées vers l'enveloppe de tissu conjonctif. Les cellules groupées dans chaque loge sont de dimensions très-variées. Il n'y en a, le plus souvent, que fort peu de très-volumineuses, deux ou trois dans un groupe; mais cependant j'ai vu de petits groupes formés presque exclusivement de grosses cellules. Dans la plupart des agglomérats, les cellules de moyennes et de petites dimensions sont tantôt en nombre à peu près égal, tantôt le nombre des unes prédomine sur celui des autres. Dans certaines préparations, outre ces groupes bien distincts, on trouve des cellules, plus ou moins nombreuses, et généralement de petites dimensions, qui paraissent intercalées,

sans ordre reconnaissable, dans les mailles du tissu conjonctif. Ce tissu conjonctif est assez abondant, et l'on y voit apparaître, sous l'influence des réactifs, de très-nombreux noyaux.

Cette structure des ganglions des Mollusques Gastéropodes, décrite d'après des recherches faites sur l'Escargot (*Helix pomatia*), s'éloigne beaucoup de la structure de la substance grise du myélencéphale des Vertébrés. Je vous rappelle, en effet, que dans cette substance grise, les cellules sont toutes distantes les unes des autres, et qu'elles sont plongées au milieu d'une substance amorphe très-remarquable. Ici, au contraire, les cellules sont agglomérées, pressées plus ou moins les unes contre les autres, sans substance amorphe interposée ; et même les cellules qui paraissent dispersées dans le tissu conjonctif, n'y sont pas non plus entourées d'une substance de ce genre. Il y aurait au contraire une certaine analogie entre cette structure et celle des ganglions des nerfs cérébro-spinaux ou des ganglions du grand sympathique.

Toutes les cellules sont-elles munies de plusieurs prolongements? Cela est possible; les idées actuelles sur le mécanisme de l'innervation centrale conduiraient même à affirmer que toutes les cellules sont au moins bipolaires. Mais pourquoi ne pas le dire? En dépit des présomptions théoriques, on rencontre ici un certain nombre de cellules apolaires et de très-nombreuses cellules unipolaires. On peut objecter, il est vrai, que les prolongements des cellules se rompent très-facilement, et que par conséquent on ne doit accepter ces résultats que sous toutes réserves. Sans doute : mais il est bon de ne pas pousser trop loin cette fin de non-recevoir. J'ai

examiné un grand nombre de préparations de cellules des ganglions de l'Escargot, soit avant, soit après dilacération des tranches minces excisées dans un sens ou dans un autre. J'ai vu un nombre considérable de cellules unipolaires, et je n'ai jamais réussi à voir clairement, indubitablement, une seule cellule multipolaire. Or, pourquoi l'un des pôles aurait-il ainsi toujours seul résisté aux manœuvres de la préparation. D'ailleurs, dans certaines conditions, après macération dans l'alcool par exemple, les prolongements sont certainement bien plus résistants qu'on ne se l'imagine, et cependant, même alors, je n'ai pas trouvé de cellules multipolaires. Même les cellules devenues polyédriques par pression réciproque ne présentaient qu'un seul pôle. Il en était de même des cellules cylindriques, coniques ou piriformes, dont l'extrémité atténuée se continuait directement avec le prolongement polaire. Je n'ai pas vu non plus de prolongements polaires se diviser ou se ramifier (1).

Comme type, on trouve chez les Gastéropodes trois paires de ganglions : 1° Deux ganglions souvent réunis sur la ligne médiane, situés au-dessus de l'œsophage (ganglions sus-œsophagiens ou cérébroïdes), qui donnent naissance aux nerfs des tentacules, des yeux, de plusieurs parties de la tête, quelquefois à ceux des capsules auditives ; d'autres fois celles-ci reçoivent leurs nerfs des ganglions inférieurs. 2° Deux ou plusieurs ganglions, quelquefois plus ou moins confondus, situés au-dessous de

(1) M. Reinhold Buchholz a été beaucoup plus heureux dans ses recherches sur le système nerveux des Limnées et des Planorbes. Il a décrit et figuré de nombreuses cellules très-ramifiées. (*Observations sur la structure histologique du système nerveux central des Mollusques d'eau douce*, in *Archives* de Reichert et Du Bois-Reymond, 1863.)

l'œsophage (ganglions sous-œsophagiens ou ganglions pédieux), disposés suivant une ligne et d'autres fois en cercle. Il y a toujours là plusieurs ganglions réunis, mais qui n'affectent jamais la disposition en série longitudinale comme chez les Annelés. Ces ganglions sont réunis aux ganglions cérébroïdes par deux connectifs de chaque côté, lesquels forment ainsi un double collier œsophagien. (On peut même, chez l'Escargot, compter jusqu'à trois filets dans les connectifs qui forment le collier.) 3° Il y a enfin deux petits ganglions situés aussi au-dessous de l'œsophage près de l'orifice buccal, qui sont reliés l'un à l'autre par une commissure et qui sont mis en communication, par des connectifs grêles, avec les ganglions cérébroïdes. Ces ganglions donnent des filets à l'appareil buccal, aux glandes salivaires, à l'œsophage et à l'estomac : on les nomme *ganglions labiaux*.

Outre ces ganglions, en quelque sorte fondamentaux, on trouve des ganglions en nombre variable, destinés surtout aux appareils de la circulation, de la respiration et de la digestion. Ainsi, on retrouve chez certains Gastéropodes (*Éolidiens*, par exemple) un ganglion que M. Blanchard appelle *branchio-cardiaque*.

Les variations de la partie principale du système nerveux portent surtout sur le degré plus ou moins grand de coalescence des ganglions symétriques. Parfois les ganglions nerveux sous-œsophagiens se sont pour ainsi dire déplacés et se sont rapprochés des ganglions sus-œsophagiens, à la face supérieure de l'œsophage, de telle sorte que l'on croirait qu'il n'y a que des ganglions cérébroïdes reliés par une commissure sous-œsophagienne : d'autres fois c'est l'inverse, c'est-à-dire que les ganglions sous-œso-

phagiens ont abandonné la face supérieure de l'œsophage, pour se rapprocher des ganglions sous-œsophagiens ; il semble alors que les ganglions sous-œsophagiens existent seuls, plus allongés, plus lobés que de coutume, le reste du collier étant formé par les fibres commissurales qui unissent d'ordinaire les deux ganglions cérébroïdes, et qui constituent ici un cordon très-long entourant les parties supérieures et latérales de l'œsophage.

Les filets nerveux qui partent des ganglions présentent très-souvent des cellules nerveuses sur leur trajet et surtout près de leurs extrémités périphériques. Ces cellules sont pour la plupart unipolaires; du moins c'est à ce type que se rapportent presque toutes celles que j'ai vues et dessinées. M. Martini a signalé des renflements ganglionnaires, assez volumineux relativement, qui se trouveraient, suivant lui, sur un grand nombre de filaments nerveux destinés à la peau et aux organes des sens. Ils n'existeraient pas, au contraire, sur le trajet des nerfs essentiellement musculaires, tels que ceux du pied (*Compt. rend. de l'Ac. des sc.*, 1860). — Chez l'Escargot, j'ai bien vu des cellules sur les filaments nerveux destinés à la peau ; j'ai constaté que chaque nerf tentaculaire, après avoir donné le nerf optique, se termine par un renflement conique correspondant au bouton terminal du tentacule, à base dirigée vers la peau. Cette base est formée par une agglomération de cellules nerveuses, lesquelles sont coniques ou fusiformes, granuleuses, et contiennent un noyau muni d'un nucléole.

Mais je dois dire que j'ai constaté aussi l'existence de cellules nerveuses sur les filaments nerveux destinés aux muscles du pied.

Il y a certains faits expérimentaux qui peuvent trouver

une explication dans les dispositions signalées par M. Martini. Lorsqu'on excise, sur un Escargot vivant, une partie du bord du manteau, si l'on vient à irriter même très-légèrement un point de la surface tégumentaire du lambeau ainsi enlevé, il y a immédiatement une excrétion assez considérable de la matière visqueuse et calcaire que sécrètent les glandes de ce tégument. On voit sourdre cette matière par de nombreux points isolés et, le phénomène a lieu sur une étendue plus grande que celle de l'endroit irrité. De plus, il se produit en même temps une contraction des muscles sous-jacents. Il y a donc là un double phénomène réflexe, resserrement des glandules, contraction des muscles sous-cutanés. On peut obtenir le même effet au moyen d'excitations d'une autre espèce. Ainsi, il suffit de placer à 3 ou 4 millimètres du tégument d'un lambeau du manteau ou du pied, l'extrémité d'un fil métallique que l'on a plongée dans de l'acide acétique, pour que les muscles sous-cutanés entrent immédiatement en contraction, ou que les glandules excrétent une partie de leur contenu. Et le résultat est le même, quelque petit que soit le lambeau excisé.

Si l'on part des lois qui régissent les mouvements réflexes chez les Vertébrés, on sera conduit forcément à conclure qu'un certain nombre des fibres nerveuses qui se terminent dans la peau se rendent à des cellules nerveuses situées à une faible distance,— puisqu'elles sont contenues dans les lambeaux servant à ces expériences,— et que de ces cellules partent des fibres nerveuses motrices qui se distribuent aux muscles cutanés et sous-cutanés, et qui sont mises en jeu par excitation réflexe. Cependant j'avoue que je n'adopterais pas cette conclusion sans hésitation, car

rien ne prouve que chez ces animaux une excitation de la peau ne puisse pas se transmettre directement aux muscles sous-jacents (1).

M. Trinchèse a décrit un mode particulier de terminaison pour les fibres nerveuses musculaires. D'après lui, chaque fibre musculaire serait parcourue dans sa partie centrale, et dans toute sa longueur, par un filament qui serait le filament terminal d'une fibre nerveuse. M. Rouget a montré que ce prétendu filament terminal n'est qu'une cavité centrale de la fibre musculaire, telle qu'on en observe une dans les fibres musculaires de beaucoup d'Articulés.

Nous trouvons chez les Gastéropodes un système nerveux splanchnique constitué surtout par les deux ganglions labiaux, nommés encore *pharyngés inférieurs* ou *stomatogastriques*, déjà signalés par Cuvier, comme faisant partie du système grand sympathique. Ces ganglions sont réunis entre eux par une commissure et communiquent par des filets nerveux avec les ganglions cérébroïdes. Chez plusieurs Gastéropodes, l'*Aplysia* par exemple, il y a de plus

(1) Chez la Grenouille, dont la peau est extrêmement sensible à l'action de l'acide acétique, on n'observe rien de semblable. Si l'on fait des essais sur une Grenouille décapitée, il y a bien, lorsqu'on approche une gouttelette d'acide acétique de la peau des doigts des membres postérieurs, sans toucher ces doigts, des mouvements de ce membre et le plus souvent des deux membres, mouvements défensifs et répétés qui montrent que la vapeur d'acide acétique a produit une vive irritation ; mais il n'y a pas de contractions locales des muscles situés au-dessous du point excité, lorsque l'on expérimente sur un membre séparé du corps. Au contraire, si les muscles sont mis à nu, on peut y provoquer ainsi des contractions fibrillaires très-manifestes. Sur les grenouilles décapitées, lorsqu'on approche une gouttelette d'acide des muscles de la cuisse mis à nu, il y a en même temps contractions locales et mouvements réflexes des deux membres.

un appareil nerveux splanchnique postérieur formé par un seul ganglion ; et chez les Pleurobranches, il y a deux ganglions.

Enfin nous arrivons à la cinquième classe, à celle des *Céphalopodes*, à laquelle appartiennent les Nautiles, les Argonautes, les Poulpes, les Sèches, les Calmars. Ce sont les Mollusques les plus élevés comme organisation ; ils se rapprochent des Vertébrés à bien des égards, même en passant au-dessus des Articulés. Ils possèdent un rudiment de squelette interne ; ils ont des cartilages analogues, comme structure, aux cartilages des Vertébrés. On y trouve, en effet, un cartilage dorsal, des cartilages d'articulation, un cartilage brachial (Sèche) ; mais le cartilage le plus remarquable est le cartilage céphalique, qui forme une cavité crânienne, complétée par une membrane fibreuse. Ce cartilage, déjà connu d'Aristote, est percé de trous pour le passage des nerfs ; il est creusé en avant d'une fossette destinée à recevoir le ganglion cérébroïde, et il contient dans ses parties inférieures les organes auditifs. On y distingue même une sorte d'orbite incomplète.

Le système nerveux de ces Mollusques est très-développé. Il y a un ganglion sus-œsophagien, cérébroïde, sillonné à sa partie moyenne par une gouttière transversale qui le partage en deux portions, dont la partie postérieure était regardée par Cuvier comme le cervelet. Mais rien n'est venu confirmer cette manière de voir. D'après M. Hancock, la surface du cerveau du Poulpe (*Octopus vulgaris*) présente des inégalités distinctes ayant une ressemblance considérable avec les circonvolutions rudimentaires de quelques-uns des Vertébrés supérieurs.

Le ganglion cérébroïde est relié au ganglion inférieur qui est plus considérable par deux larges et courtes commissures latérales. Ce ganglion cérébroïde fournit des nerfs aux diverses parties de la bouche; il fournit aussi les nerfs optiques par ses parties latérales.

Quant au ganglion inférieur, qui est quelquefois désigné sous le nom de *ganglion en forme de patte d'oie*, il donne de nombreuses branches nerveuses, entre autres les nerfs des bras. Ces nerfs sont très-remarquables. Suivant M. Hancock, dans les espèces où le ganglion pédieux est divisé en deux parties, on voit chaque nerf brachial naître par deux racines, une provenant de chaque partie du ganglion. A une certaine distance de leur origine, les nerfs brachiaux se réunissent les uns aux autres par une commissure courbe. Au delà de cette commissure, chaque nerf (chez les Octopodes, par exemple), d'après M. Van Beneden, se montre constitué par deux cordons accolés, dont l'un est lisse et l'autre se renfle alternativement à droite et à gauche. Les nerfs qui naissent des renflements ganglionnaires sont destinés surtout aux ventouses. On peut se demander si, comme les racines postérieures ganglionnaires des Vertébrés, ils sont seulement sensitifs.

Outre les nerfs des bras, le ganglion inférieur fournit des nerfs au manteau. Chaque nerf, avant de s'épanouir, présente un ganglion, le *ganglion étoilé*. Le ganglion inférieur fournit aussi des nerfs branchiaux, pourvus d'un ganglion à l'endroit où ils se divisent en rameaux, et un nerf impair qui, recevant des fibres du ganglion buccal, est destiné aux viscères et est pourvu également d'un ganglion à son extrémité.

Chez ces animaux, il y a une petite masse ganglionnaire

située sur l'œsophage et formée par la réunion de deux ganglions : c'est le ganglion buccal, qui est relié par des connectifs au ganglion cérébroïde. Quelquefois il y a en outre un ganglion labial, qui est sous l'œsophage et est relié aussi au ganglion cérébroïde par deux connectifs. Ce sont ces ganglions qui constituent le système stomatogastrique ou système sympathique, complété par les ganglions branchiaux et le ganglion viscéral.

— La physiologie du système nerveux des Mollusques se réduit encore presque exclusivement à des inductions fondées sur l'anatomie. Ces inductions sont assez claires pour certains points ; mais elles sont très-insuffisantes pour d'autres.

Je vous rappelle, relativement aux nerfs des Mollusques, ce que je vous ai dit dans une autre leçon. Ces nerfs sont mis en activité aussi bien par les excitants mécaniques (pincement) que par les excitants galvaniques. Les excitants chimiques n'ont pas la même action que sur les nerfs des Vertébrés. Ainsi, la glycérine, l'acide lactique, mis sur les nerfs d'un Escargot, lorsque ces nerfs sont séparés des centres nerveux, ne déterminent aucune contraction des muscles. Mis en contact directement avec les muscles, ils provoquent au contraire des contractions plus ou moins vives.

Ces animaux ont des instincts, à n'en pas douter, instincts de nutrition, de propagation ; quelques-uns même ont des instincts plus spéciaux : témoins ces Mollusques qui perforent des trous dans les roches pour s'y faire une demeure (Pholades). Où siége l'instinct chez ces animaux? L'analogie indique que c'est dans ces ganglions cérébroïdes. Mais ce n'est qu'une analogie et l'on ne peut rien affirmer.

Nous avons fait des expériences dans le but de nous éclairer sur ce sujet. A plusieurs reprises nous avons enlevé, soit sur des Limaces, soit sur des Escargots, le ganglion sus-œsophagien; mais jusqu'ici aucun de ces animaux ne s'est assez rétabli pour que l'on pût faire des études sur les instincts.

Ces expériences m'ont montré en tout cas une différence bien grande entre les ganglions cérébroïdes et les ganglions sous-œsophagiens, sous le rapport de leur influence sur la vie. Remarquez bien que l'extirpation du ganglion sous-œsophagien peut se faire, lorsqu'on s'est exercé à cette opération, sans plus de dégâts que celle du ganglion cérébroïde, de telle sorte que la différence des résultats ne saurait être attribuée à la gravité plus ou moins grande de l'opération. Or, si l'on enlève le ganglion sous-œsophagien, l'animal meurt ordinairement en vingt-quatre heures, tandis qu'il survit quatre ou cinq semaines à l'extirpation du ganglion cérébroïde ; et pendant tout ce temps, — remarquez l'analogie avec les Vertébrés que je vous ai montrés privés de cerveau , — le Mollusque ne fait aucun mouvement de progression : si c'est un Escargot, il demeure au fond de sa coquille. Le résultat est le même, si l'on divise sur la ligne médiane, en deux moitiés latérales, le ganglion sus-œsophagien.

Cette différence dans les résultats de l'extirpation des ganglions *encéphaloïdes* et de celle des ganglions *sous-œsophagiens* se comprend facilement à cause des différences de relations anatomiques. Des ganglions sous-œsophagiens partent des nerfs en grand nombre, qui se rendent à des organes essentiels à la vie, tandis que les organes qui sont animés par des nerfs venus des ganglions encéphaloïdes

n'ont pas des fonctions aussi nécessairement liées à l'entretien de la vie.

L'excitation galvanique nous donne aussi des résultats bien différents. L'excitation du ganglion cérébroïde ne produit que de faibles effets ; l'excitation du ganglion sous-œsophagien produit une agitation musculaire bien plus grande et bien plus générale.

J'ai voulu voir si la galvanisation de ces ganglions n'aurait pas d'action sur le cœur. Avec les courants intermittents je n'ai rien observé ; avec les courants continus, il y a souvent un arrêt du cœur en diastole lorsqu'on galvanise le ganglion sous-œsophagien. Lorsque je galvanisais le ganglion cérébroïde, je n'observais aucun effet, ou bien je voyais se produire une accélération des mouvements du cœur. Quand le cœur avait été arrêté par la galvanisation du ganglion inférieur, il suffisait souvent de poser un moment les électrodes sur le ganglion sus-œsophagien pour réveiller les mouvements cardiaques.

J'ai examiné aussi l'influence de l'extirpation des ganglions sur la respiration. Quand j'enlevais le ganglion céphalique, les mouvements respiratoires persistaient ; quand j'enlevais les ganglions sus- et sous-œsophagiens, les mouvements rhythmiques du cœur continuaient, et même, contrairement à mon attente, les mouvements irrégulièrement rhythmiques de l'orifice respiratoire continuaient aussi. Seulement les mouvements respiratoires étaient alors un peu moins normaux que lorsque le ganglion cérébroïde avait été seul enlevé. S'il y a des centres qui, chez les animaux, sont chargés de déterminer les mouvements respiratoires et ceux du cœur, ce ne sont donc, ces expériences le montrent bien, ni le ganglion sus-œsophagien, ni le ganglion sous-

œsophagien. La démonstration peut même être poussée plus loin, car si l'on excise tout le bord du manteau en y comprenant l'orifice respiratoire, on voit encore des mouvements rhythmiques dans la région voisine de cet orifice, sans que pourtant il arrive jamais à s'entr'ouvrir. Il est vrai qu'on ne peut pas s'étonner outre mesure de ces résultats. On sait, en effet, que les mouvements du cœur chez les Vertébrés persistent lorsque cet organe est retiré du corps, et par conséquent séparé des grands centres nerveux. On sait aussi, d'après les observations de M. Brown-Séquard et les nôtres, que le diaphragme, même séparé du centre nerveux cérébro-spinal, peut offrir encore des mouvements rhythmiques.

Les poisons, curare et strychnine, n'ont presque aucun effet sur ces animaux. De même, l'*upas antiar* ne paraît pas avoir d'influence sur le cœur des Mollusques; du moins j'ai fait sur l'Escargot plusieurs expériences qui m'ont donné des résultats négatifs. La solution de ce poison avait été introduite dans la profondeur des tissus, ou bien dans d'autres cas, on l'avait mise directement en contact avec le cœur, après ouverture du péricarde. On sait, au contraire, avec quelle rapidité l'upas antiar arrête les mouvements du cœur des Vertébrés, des Batraciens surtout. Cela semble indiquer une différence entre la constitution des éléments anatomiques des Mollusques et celle des éléments homologues des Vertébrés; car l'action des poisons est vraisemblablement d'ordre chimique, et la résistance plus ou moins grande des éléments nerveux et musculaires à cette action paraît bien impliquer une dissemblance plus ou moins marquée dans la composition de ces éléments. Mais ici encore nous ne voyons pas quelque

chose de tout à fait propre à ces animaux. On trouve des différences du même genre, relativement à l'action des substances toxiques, dans toute l'étendue du règne animal. Tel animal se nourrira de plantes qui sont des poisons plus ou moins violents pour d'autres animaux. Les exemples abondent, et pour ne pas entrer dans des détails prolixes, nous nous contenterons de vous rappeler qu'il n'y a pas de végétal, si toxique qu'il puisse être, qui ne nourrisse quelque Chenille ou quelque autre larve d'Insecte.

Les quelques faits que je viens de vous signaler constituent à peu près tout ce qu'on sait de net sur la physiologie du système nerveux central des Mollusques. On a dit qu'on avait vu le cerveau des Mollusques se reproduire après l'extirpation. C'est là un résultat bien douteux, car dans les expériences instituées pour s'assurer de ce fait, on s'est contenté ordinairement d'exciser d'un seul coup la tête des Escargots ; or, dans ces conditions, à moins d'enlever, sur l'animal bien développé, une grande longueur du cou, on laisse le plus souvent le cerveau intact. Il faudrait, pour être sûr du résultat, pratiquer, comme je l'ai fait, une petite plaie sur les côtés du cou de l'animal, et chercher à extirper les ganglions nerveux isolément ; avec un peu d'exercice on arrive assez vite à faire cette opération sans produire de grands délabrements ; il faut, de plus, instituer les expériences vers la fin de l'automne, au moment où la vie de ces animaux devient moins active, et où la température moins élevée rend les suites immédiates de l'opération moins dangereuses. J'ai fait un certain nombre d'expériences dans ces conditions, mais jamais je n'ai obtenu une survie assez prolongée pour qu'il pût y avoir quelques résultats bien saillants.

D'ailleurs, rien n'indique à priori que cette reproduction ne pourrait pas s'effectuer. Il est bien avéré que des queues de Salamandres peuvent repousser, et qu'on voit alors s'y reproduire une partie plus ou moins longue de la moelle épinière. On a observé chez les Naïdes et chez les Planaires des reproductions bien manifestes des ganglions correspondant au cerveau.

Le fait de la reproduction des ganglions cérébroïdes de l'Escargot n'a donc rien d'impossible en principe. Mais il n'a pas été observé encore d'une façon certaine, et il serait fort intéressant, parce qu'il s'agirait d'animaux dont les ganglions sont plus considérables et ont une importance physiologique sans doute plus grande que ceux des Naïdes ou des Planaires. C'est donc une expérience à tenter de nouveau dans les conditions que je viens de déterminer.

Je ne vous parlerai pas de la physiologie des organes des sens chez ces animaux ; vous savez que j'ai été obligé de laisser de côté tout ce qui regarde cette partie de la physiologie, le temps dont nous disposons ne me permettant pas de l'aborder. Je ne vous dirai qu'un mot relativement à l'odorat dont M. Moquin-Tandon plaçait le siége, chez l'Escargot, dans les tentacules oculifères. Pour lui, l'organe olfactif serait le bouton terminal de chacun de ces tentacules. Il est certain que ces tentacules, comme le démontrent les expériences de M. Moquin-Tandon, et comme je l'ai vu moi-même, sont très-vivement impressionnés par les odeurs, surtout, il est vrai, par celles qui peuvent avoir une action physico-chimique sur leur tégument toujours humide. Mais il m'a semblé que presque toutes les parties de la surface tégumentaire offrent une impressionnabilité presque égale, ce dont on peut s'assurer surtout lorsqu'on

a excisé les tentacules oculifères et qu'on renouvelle les essais qu'on avait faits auparavant. On obtient même des résultats analogues à ceux qu'avait constatés M. Moquin-Tandon, en faisant ces expériences sur des lambeaux du manteau ou du pied. J'ai déjà parlé des effets produits à distance par l'acide acétique ; on observe des effets du même genre en employant l'essence de menthe ou l'essence de bergamotte. Si l'on place à une petite distance, 3 ou 4 millimètres, du tégument qui recouvre un lambeau du pied ou du manteau d'un Escargot, une mince tige dont l'extrémité est mouillée d'une de ces essences, on voit presque immédiatement se manifester des contractions des muscles sous-cutanés. Des recherches précises sur le siége de l'odorat, chez ces animaux, seraient donc difficiles à instituer, à cause de cette excitabilité si vive de tous les points du tégument.

TRENTE-TROISIÈME LEÇON.

20 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX DES ANNELÉS.

Notions générales sur l'anatomie du système nerveux des Articulés proprement dits et des Annelés ou Vers. — Système nerveux de la vie animale et système nerveux de la vie organique. — Physiologie de ces deux divisions du système nerveux.

Nous arrivons à l'embranchement des *Annelés* ou *Entomozoaires*. On a divisé cet embranchement en deux sous-embranchements : Les *Arthropodaires* ou *Articulés* proprement dits et les *Annelés* ou *Vers*, dont plusieurs naturalistes font un type tout à fait distinct. Je veux vous dire quelques mots sur la disposition et la structure du système nerveux dans les principaux types de ces sous-embranchements, avant d'en venir aux considérations générales que je dois vous présenter sur les fonctions d'innervation de ces animaux.

Sous-embranchement des Annelés ou Vers.

Les Annelés sont divisés par M. Milne Edwards en *Rotateurs*, *Turbellariés*, *Cestoïdes*, *Nématoïdes* et *Annélides*.

Voyons rapidement la disposition du système nerveux dans chacune de ces classes.

A. *Rotateurs.* — Ces animaux ont une organisation très-simple qui les avait fait ranger parmi les Infusoires; mais on a découvert qu'ils offrent des complications organiques d'une nature telle, qu'on a dû les ranger dans le sous-embranchement des Annelés. Certains animaux de cette classe, les Rotifères par exemple, sont bien connus de tous, grâce aux expériences de Spallanzani. Certaines espèces vivent dans les mousses humides ou sur les toits : ces Rotifères peuvent être desséchés soit à l'air libre, soit dans une étuve sèche, soit même dans le vide, et ils reviennent peu à peu à la vie lorsqu'on les met au contact de l'eau. Leur système nerveux a été décrit par Ehrenberg, puis par M. Oscar Schmidt, et avec plus de précision encore par M. Leydig.

Ce système nerveux consiste uniquement en une masse ganglionnaire, quelquefois formée de deux parties, située sur le pharynx et n'envoyant jamais de prolongements autour de l'œsophage pour constituer un collier. D'ailleurs cette masse est constituée par de la substance amorphe, au milieu de laquelle se trouvent des cellules qui donnent naissance à des fibres se distribuant à diverses parties du corps.

B. — *Turbellariés.* Cette classe nous présente comme types principaux : 1° les Planaires, dont le corps est couvert de cils vibratiles, dont le tube digestif est ordinairement muni de prolongements latéraux plus ou moins ramifiés, et dont la reproduction se fait suivant des modes assez variés; 2° les Distomes, dont le corps n'est pas couvert de cils, et qui forment avec d'autres Helminthes la sous-classe des Tré-

matodes: nous devons ranger parmi les Distomes la Douve du foie (*Distoma hepaticum*). Ce sont des animaux d'une organisation encore peu élevée, qui se présentent sous la forme de corps aplatis ou cylindroïdes, allongés, dont les deux extrémités sont souvent obtuses, l'une d'elles cependant étant parfois atténuée, pointue. Ils ont une ventouse placée plus ou moins en arrière de la ventouse buccale; ils ont les intestins tantôt simples, tantôt ramifiés.

Les Planaires ont été étudiées par M. de Quatrefages et M. Blanchard, au point de vue du système nerveux. Bien des auteurs avaient méconnu le système nerveux de ces animaux. Dugès avait décrit leurs ganglions cérébroïdes comme un cœur, et il disait même y avoir distingué des mouvements de systole et de diastole. M. de Quatrefages a constaté l'existence d'un ganglion formé de deux petites masses nerveuses accolées sur la ligne médiane. Ce ganglion bilobé, placé à la partie antérieure du corps, donne des filets assez gros qui se dirigent en arrière, et vont presque jusqu'à l'extrémité du corps, sans offrir de ganglions.

C. *Cestoïdes.* — Ce sont encore des animaux bien inférieurs, qui vivent en parasites dans les organes et les viscères d'autres animaux. Ce sont les Ténias, les Bothriocéphales et les larves de diverses sortes de Ténias, c'est-à-dire les Cœnures, les Échinocoques, les Cysticerques. Je ne veux pas vous faire l'histoire des métamorphoses que subissent ces Vers intestinaux, ce qui nous entraînerait bien loin de notre sujet. La plupart des auteurs sont d'accord pour refuser un système nerveux à ces animaux. M. Blanchard a pourtant décrit un système nerveux chez plusieurs Cestoïdes. Je crois que c'est là un sujet qui demande de

nouvelles recherches. Cependant je ne puis m'empêcher de dire que j'ai, comme bien d'autres, cherché avec soin s'il existe réellement des parties pouvant être rattachées à un appareil nerveux, et que mes recherches ont toujours eu un résultat négatif.

D. *Nématoïdes.* Cette classe est très-considérable ; c'est à elle qu'appartiennent : les Ascarides, les Échinorhynques, les Strongles et les Filaires. Parmi ces derniers se trouvent les Dragonneaux ou Filaires de Médine, qui pénètrent sous la peau de l'Homme et s'y développent, en atteignant une longueur considérable. Des faits de ce genre se produisent surtout sous la zone torride.

M. Blanchard a signalé chez ces animaux un système nerveux très-simple, consistant essentiellement en quatre petites masses ganglionnaires dont deux sont accolées l'une à l'autre, du côté droit de l'œsophage, et dont les deux autres sont disposées de même du côté gauche de ce canal. Les deux ganglions d'un côté seraient reliés à ceux de l'autre côté par deux filaments dont l'un passerait au-dessus de l'œsophage, l'autre au-dessous, formant ainsi un collier œsophagien. Cependant l'existence d'un système nerveux est encore douteuse, malgré les recherches de cet auteur, et malgré la description détaillée qu'en a faite M. Meissner chez le Mermis et le Gordius ; les investigations de M. Ant. Schneider, confirmées par celles de M. Leydig, montrent en effet que les parties désignées ainsi par M. Meissner, ou bien n'existent pas, ou bien ne sont que des muscles. Toutefois, disons que les recherches très-récentes sur le Filaire du cheval, faites par M. Schneider, tendent à faire admettre qu'il y a un système nerveux offrant une certaine analogie avec ce qu'a décrit M. Blanchard.

E. *Annélides.* Nous arrivons enfin aux Annélides (Ver de terre, Sangsue, etc.), qui possèdent un système nerveux très-net et même très-compliqué. Nous trouvons, en effet, outre une chaîne ganglionnaire de la vie animale, un système sympathique. Il nous est impossible d'entrer dans des détails ; le temps nous presse, et je ne puis que vous renvoyer aux beaux travaux de M. de Quatrefages sur les Némertes, sur l'Eunice sanguine, sur les Hermelles, sur la Néréide royale : vous y trouverez de savantes descriptions accompagnées de dessins très-remarquables.

Ici commence à s'accuser complétement le type du système nerveux des Annelés. Nous trouvons, en effet, une chaîne ganglionnaire ventrale reliée par un collier œsophagien à des ganglions sus-œsophagiens plus ou moins coalescents, qui sont les ganglions cérébroïdes. D'autre part, il y a un système sympathique extrêmement riche chez plusieurs espèces ; il y a de nombreux ganglions fournissant de très-nombreux filets nerveux. Chez la *Néréide royale*, la *Nephtys bononiensis*, la *Glycera albicans*, par exemple, ce système est certainement plus développé non-seulement que chez les Annelés supérieurs, mais même que chez un grand nombre de Vertébrés, ainsi que vous pourrez vous en convaincre en jetant les yeux sur les figures données par M. de Quatrefages.

Quant à la structure du système nerveux des Annélides, vous trouverez de précieux renseignements dans les travaux de M. Lockhart-Clarke et de M. Faivre. Ce dernier a fait connaître les travaux de ses devanciers et les a complétés dans une large mesure.

Sous-embranchement des Articulés proprement dits.

Au-dessus du sous-embranchement des Annelés se

place celui des Articulés proprement dits, comprenant les Myriapodes, les Arachnides, les Crustacés et les Insectes. Il m'est impossible malheureusement d'exposer en détail les nombreux et intéressants faits anatomiques que des travaux poursuivis avec persévérance depuis Swammerdam et Lyonnet jusqu'à nos jours nous ont fait connaître, relativement à la disposition du système nerveux de ces animaux. Parmi ces travaux, ceux de Newport sur le système nerveux des Myriapodes, des Insectes et des Arachnides, mériteraient surtout de nous arrêter ; mais je suis contraint de marcher rapidement, et je ne puis que vous donner un aperçu général de l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet.

Ce système nerveux, chez tous ces animaux, comprend une partie destinée surtout à la vie animale et une partie destinée à la vie organique.

A. *Système de la vie animale.* Le type théorique s'appliquant à tout l'embranchement est le suivant. Une double chaîne de ganglions règne dans toute la longueur du corps au-dessous des organes de la nutrition. Les ganglions de chaque paire sont reliés l'un à l'autre par une commissure transversale, et les ganglions situés du même côté de la ligne médiane sont unis les uns aux autres par un connectif longitudinal. Ces ganglions envoient des filets surtout aux muscles qui meuvent les organes de la locomotion. Cette disposition typique existe chez les Crustacés inférieurs, comme les Talitres (Milne Edwards et Audouin), chez les Hermelles (de Quatrefages), et elle se retrouve chez les Crustacés supérieurs pendant la période embryonnaire (Rathke). Outre ces ganglions, il y en a deux autres, situés au-dessus de l'œsophage, qui donnent des filets aux

organes des sens et à plusieurs des appendices céphaliques. Ce sont les ganglions cérébroïdes, réunis l'un à l'autre par une courte commissure et reliés aux premiers ganglions sous-œsophagiens par deux bandes nerveuses, cet ensemble constituant le collier œsophagien.

Dans la presque universalité des Articulés, les deux ganglions cérébroïdes se rapprochent, se soudent, mais en présentant encore des indices plus ou moins manifestes de leur séparation typique; et de même les ganglions de la chaîne abdominale venant se réunir l'un à l'autre sur la ligne médiane, ne constituent le plus souvent qu'une seule masse ganglionnaire, tandis que les connectifs longitudinaux restent encore disjoints, offrant un témoignage persistant de la duplicité fondamentale. Chez l'Écrevisse, les ganglions sont encore bilobés au moins dans la partie antérieure du corps.

On voit de plus fréquemment quelques-uns des ganglions situés les uns derrière les autres, arriver au contact, entrer en coalescence et constituer des masses ganglionnaires d'un volume plus ou moins considérable. Cette concentration se produit chez un bon nombre d'Insectes, par suite des métamorphoses, chez les Papillons, par exemple. Mais elle n'est nulle part aussi manifeste que chez certains ordres des Arachnides ou des Crustacés. Chez les Arachnides pulmonaires, tels que la Mygale, toute la partie sous-œsophagienne de la chaîne ganglionnaire est réduite à une masse ganglionnaire relativement volumineuse et située dans le céphalothorax; tandis que cette chaîne conserve sa constitution chez les Arachnides à abdomen annelé comme les Scorpions. Il en est de même chez les Crustacés Brachyures (Crabe) et chez les Macroures (Écrevisse). Chez la plupart des premiers, la chaîne

ganglionnaire a disparu, sauf le ganglion sous-œsophagien qui est très-volumineux et est formé par la réunion en une seule masse de tous les ganglions de la chaîne primitive. Chez les Décapodes macroures, la série linéaire des ganglions sous-intestinaux persiste au contraire. Toutefois des indices de tendance à la fusion se montrent encore, et, par exemple, le ganglion sous-œsophagien est manifestement formé par la réunion de plusieurs paires de ganglions très-rapprochées les unes des autres, mais non confondues. Il y a, chez l'Écrevisse, cinq paires de ganglions ainsi rapprochées les unes des autres ; et, un peu en arrière, il y a une sixième paire qui est très-voisine des cinq précédentes. Les ganglions de chacune de ces paires ne sont pas réunis l'un à l'autre sur la ligne médiane ; ils sont reliés l'un à l'autre par une mince et courte lame transversale, formée de fibres nerveuses. Au milieu des deux séries latérales de ganglions se trouve un intervalle, comblé très-incomplétement par ces lames commissurales, et rempli de cellules nerveuses, pour la plupart de grandes dimensions. Ces cellules cessent d'exister un peu en arrière de la sixième paire de ganglions, là où les deux connectifs qui partent de ces ganglions s'accolent l'un à l'autre.

La masse ganglionnaire sus-œsophagienne est également composée de plusieurs ganglions très-distincts. On en peut compter jusqu'à dix, cinq d'un côté de la ligne médiane antéro-postérieure et cinq de l'autre côté. Il y a d'abord deux paires de ganglions un peu allongés d'arrière en avant, situées l'une derrière l'autre, et occupant le milieu de la masse. Les deux ganglions antérieurs donnent manifestement naissance aux nerfs optiques ; des deux postérieurs partent les connectifs du collier œsophagien. De

chaque côté de ces ganglions médians se voient deux ganglions placés l'un derrière l'autre et de forme sphéroïdale. De ces deux ganglions, l'antérieur est plus petit que le postérieur. Enfin, les deux ganglions latéraux et postérieurs de chaque côté sont reliés aux deux ganglions médians postérieurs par une petite masse ganglionnaire, allongée transversalement.

Telles sont les notions les plus générales que l'on puisse donner sur le système nerveux de la vie animale ; mais il existe, avons-nous dit, un système nerveux de la vie organique.

B. *Système de la vie organique.* La découverte de ce système est très-ancienne, elle a été faite par Swammerdam dans la larve de l'*Oryctes nasicornis;* Lyonnet le décrivit aussi sur la chenille du *Cossus ligniperda.* Lyonnet donna au système dont il s'agit le nom de nerf récurrent ; mais ni l'un ni l'autre de ces auteurs n'avait fait une assimilation entre ces ganglions et le système du grand sympathique. Cette assimilation fut faite pour la première fois par J. Müller. On accepta d'abord cette idée comme très-exacte ; mais d'autres anatomistes, avec Newport, voulurent voir dans cette partie du système nerveux le représentant des nerfs pneumogastriques. Donnons une indication succincte de la manière dont est constitué l'appareil nerveux de la vie organique dans deux des types du sous-embranchement des Articulés proprement dits.

Chez les Crustacés, l'existence de ce système avait été démontrée déjà par Audouin et M. Milne Edwards, qui l'avaient reconnu tout entier; puis il fut décrit d'une façon très-nette par Brandt. Il est formé : 1° par un nerf impair partant du cerveau, allant se rendre à l'estomac où se trouve

un ganglion, le ganglion stomatogastrique ; dans ce nerf, près de son origine, sont intercalées de nombreuses cellules, nerveuses dont l'ensemble représente jusqu'à un certain point le ganglion frontal des Insectes ; 2° par deux nerfs qui naissent d'un point des cordons du collier, point où se trouve une accumulation de matière ganglionnaire, et qui vont s'anastomoser avec le nerf impair.

Chez les Insectes, suivant M. Blanchard, il y a aussi deux ordres de nerfs : un nerf impair avec un ganglion frontal, parfois un ganglion œsophagien, puis un ganglion stomatogastrique. D'autre part, il y a des filets qui naissent en arrière des ganglions cérébroïdes et qui se rendent à deux ou quatre ganglions disposés symétriquement. De ces ganglions partent des nerfs destinés au système circulatoire (vaisseau dorsal) et au système respiratoire (trachées). Enfin, M. Faivre a découvert, chez les Insectes, une partie du grand sympathique, dont l'existence n'avait pas été signalée par les auteurs qui l'ont précédé. Cette partie est formée de deux branches volumineuses qui partent du dernier ganglion abdominal et qui, à cause de leur distribution aux viscères abdominaux et aux organes génitaux sont désignées par M. Faivre sous le nom de *génito-splanchniques*. Ces branches offrent des cellules nerveuses sur leur trajet, l'une d'elles est même en rapport avec un ganglion assez gros.

Outre ce système de la vie organique, on a décrit de plus, depuis Lyonnet, une couche nerveuse plus ou moins grêle, située, chez les Insectes, à la face supérieure de la chaîne ganglionnaire, émettant de chaque côté, et à peu près au niveau des ganglions, des filaments nerveux dont les uns vont se joindre aux nerfs émanés des ganglions de la chaîne,

et dont les autres vont aux muscles de l'appareil respiratoire. Enfin, dans quelques genres, au niveau de l'origine de ces nerfs il y a des ganglions. C'est ce système de filets nerveux que Lyonnet appelait *brides épinières*, et que Newport nommait système surajouté, nerfs respiratoires. Plusieurs auteurs, M. Blanchard entre autres, considèrent cette partie du système nerveux comme constituant le véritable système grand sympathique.

Chez les Crustacés (Écrevisse) il est bien difficile de trouver quelque chose qui rappelle le système surajouté de Newport. J'ai dit ailleurs que les nerfs naissent pour la plupart directement et exclusivement des ganglions : de plus, il n'y pas de couche nerveuse distincte, séparée de la chaîne ganglionnaire, reposant sur la face supérieure de cette chaîne. Lorsqu'on soumet le système nerveux à l'examen microscopique, on aperçoit bien des fibres nerveuses qui ne se terminent pas dans le ganglion avec lequel elles entrent en rapport, et qui se prolongent jusqu'au connectif suivant; mais ces fibres n'affectent pas une disposition constante : tantôt elles passent au-dessus du ganglion, tantôt elles le traversent. Dans l'amas ganglionnaire sous-œsophagien, on peut suivre les fibres larges qui font partie des connectifs du collier (il y en avait une dans chaque connectif chez les Écrevisses qui ont servi à cette observation) au delà du premier, du second et même du troisième des ganglions qui font partie de cette masse ; mais on les perd le plus souvent de vue à partir du troisième ganglion. Elles s'y sont terminées, ou bien elles se sont modifiées en se divisant, et ne sont plus reconnaissables.

La structure du système nerveux des Articulés a donné

lieu à de nombreux et importants travaux. Newport, MM. Hannover, Helmholtz, Leydig, Haeckel, Faivre, nous ont donné d'excellentes études sur ce point. On a reconnu l'existence de tubes nerveux très-distincts, et dont quelques-uns ont un très-grand diamètre. On sait que les parties centrales ont une structure analogue à celle des parties centrales du système nerveux des Vertébrés ; on y a vu des cellules munies de prolongements et pourvues d'un noyau et d'un nucléole.

Un des travaux les plus récents est celui de M. Owsjannikow, qui dit avoir retrouvé sur le Homard les deux sortes principales de cellules qu'il avait déjà indiquées chez les Vertébrés : les cellules motrices et les cellules sensitives. Celles-ci se retrouveraient surtout vers le centre, celles-là vers les parties extérieures. En faisant des coupes sur les ganglions du Homard, durcis dans l'acide chromique ou dans l'alcool, il aurait reconnu que les cellules sont presque toutes multipolaires, et que parfois le noyau et même le nucléole participent à la forme polyédrique nécessitée par l'origine de plusieurs prolongements. Il aurait vu de plus, comme l'ont indiqué MM. Lieberkühn et Guido Wagener pour d'autres animaux (1), le prolongement des cellules partir du nucléole de ces éléments. Pour lui, il n'existe pas de cellules apolaires. Celles que l'on a décrites chez les Crustacés ne seraient que des produits de préparations défectueuses.

(1) M. Guido Wagener a constaté cette union du pôle cellulaire avec le noyau et le nucléole des cellules chez l'*Hirudo medicinalis* et l'*Aulacostoma nigrescens*; il l'aurait également reconnue chez le *Limax ater* et le *Lymnæus stagnalis*.

La vérité est que, lorsqu'on étudie les ganglions de Crustacés à l'état frais, toutes les cellules paraissent ou apolaires ou unipolaires pour le plus grand nombre, et que quelques-unes seulement sont bipolaires. Les cellules isolées qu'on trouve sur le trajet des nerfs paraissent entourées d'une capsule assez épaisse, offrant une grande analogie avec celles des ganglions spinaux chez les Vertébrés ; mais en réalité, l'enveloppe extérieure est très-mince; seulement, elle est séparée de la cellule qu'elle contient par une matière fluide, transparente, un peu glutineuse, qui constitue une couche plus ou moins épaisse. Si l'on examine pendant quelques instants une préparation tout à fait fraîche de ces cellules, on ne tarde pas à voir l'enveloppe se rompre sur un point ou sur l'autre, et donner issue à cette matière qui forme alors au dehors des gouttelettes plus ou moins grosses. L'enveloppe qui est élastique, revient alors sur elle-même, et s'applique exactement sur la cellule. Outre les cellules, il y a une quantité notable de substance granulaire amorphe et peut-être des noyaux libres (1). Je ne voudrais pas affirmer que les cellules apolaires aient une existence bien réelle. Il est certain que les prolongements polaires des cellules nerveuses se brisent avec une grande

(1) Les cellules nerveuses ont des dimensions variées. Elles ont jusqu'à 12 centièmes de millimètre de diamètre, et même davantage ; les petites cellules ont 4 ou 5 centièmes de millimètre de diamètre. Le noyau a de 25 à 50 millièmes de millimètre de diamètre ; et le nucléole, 5 millièmes au plus. Lorsque les cellules n'ont été soumises à aucun réactif, elles sont pâles ; leur contenu est très-légèrement granuleux. Le noyau, qui est arrondi le plus souvent, même quand la cellule est allongée, est tout à fait transparent ; et le nucléole a un léger éclat gras. (Il y a parfois deux nucléoles.) Dès qu'on emploie un réactif, on voit ordinairement le contenu du noyau se troubler et devenir assez fortement granuleux.

facilité. Mais je puis dire au moins que les cellules qui paraissent munies d'un seul prolongement sont si nombreuses, qu'il est bien difficile de les considérer aussi comme des cellules mutilées par la préparation. Du reste, la forme piriforme d'un grand nombre de cellules, dont l'extrémité atténuée se continue avec le prolongement unique que l'on trouve si fréquemment, s'acorde bien, semble-t-il, avec l'hypothèse de l'existence d'un seul pôle. J'ajoute que, sur les cellules des ganglions encore frais, on ne voit jamais les formes étoilées que M. Owsjannikow attribue, dans certains de ses dessins, aux cellules nerveuses. Ces cellules étoilées, séparées de leurs capsules par un espace libre, me paraissent être revenues sur elles-mêmes et avoir été tout à fait déformées par l'action du liquide qui a servi à faire durcir les ganglions, ou plutôt peut-être par les moyens complémentaires de préparation (1). Il faut bien d'ailleurs comprendre que nos connaissances sur le mécanisme de l'action nerveuse ne sont pas assez nettes pour que nous puissions poser en principe la nécessité de la forme multipolaire des cellules nerveuses. De plus, on conçoit bien qu'un prolongement de cellule puisse se bifurquer à une distance plus ou moins grande de cette cellule (2); et, dans ce cas, ce prolongement, unique

(1) M. Owsjannikow traite les ganglions par une faible solution aqueuse d'acide chromique pendant deux à quatre semaines, ou par l'alcool pendant quelques heures. Il colore les tranches minces par de la solution de carmin, les lave avec de l'eau pure, les humecte ensuite avec quelques gouttes d'alcool qu'il fait évaporer, puis les plonge dans l'essence de térébenthine pendant six à douze heures.

(2) Beaucoup de tubes nerveux se bifurquent, chez l'Écrevisse, soit dans les connectifs, soit dans les nerfs. Les branches de bifurcation

en apparence, pourrait être considéré comme formé, dès l'origine, de deux prolongements accolés, réunis sous la même gaîne et se séparant plus loin. Et même, du moment où l'on sait que les fibres nerveuses conduisent les excitations dans les deux sens, centripète et centrifuge, un seul pôle, bifurqué à une certaine distance de son origine, ne peut-il pas servir à transporter à la cellule l'excitation centripète, et en ramener la réaction centrifuge?

Physiologie.

La première question qui se présente est relative à la signification que l'on doit donner à la chaîne ganglionnaire. A quelle partie des centres nerveux, chez les animaux supérieurs, doit-on la comparer? Je vais vous donner l'opinion des physiologistes sur ce sujet, en regrettant que le temps ne me permette pas d'entrer dans de plus amples détails.

Reil et Ackermann considèrent cette chaîne comme l'analogue du système ganglionnaire ou sympathique des animaux supérieurs. Oken et Carus ont adopté cette opinion et l'ont exprimée en termes poétiques; ils ont comparé le ganglion cérébroïde et les ganglions sous-œsophagiens à deux pôles, auxquels ils donnent les noms de pôle lumineux et de pôle terrestre. Pour E. H. Weber, les ganglions seraient les analogues des ganglions spinaux qui, chez les

peuvent même se bifurquer une seconde fois. Je n'ai vu que très-rarement un tube nerveux former un pinceau terminal de plusieurs tubes. Lorsqu'il y a simple bifurcation, une des branches est parfois plus grêle que l'autre. Les fibres nerveuses de petit diamètre offrent des divisions de ce genre, tout aussi bien que les énormes fibres qui font partie des nerfs et surtout des connectifs.

Mammifères, sont placés sur les racines postérieures des nerfs rachidiens. M. Serres a adopté plus ou moins implicitement cette opinion, et compare le ganglion cérébroïde au ganglion de Gasser, qui se trouve, comme vous le savez, sur le trajet de la racine sensitive du nerf trijumeau. Treviranus dit que l'on doit considérer ce système nerveux comme l'analogue des ganglions spinaux et de la moelle épinière réunis. Gratiolet s'était rangé à l'opinion de Reil et d'Ackermann en la modifiant un peu, et surtout en s'appuyant sur des considérations très-ingénieuses que je suis forcé de passer sous silence, faute de temps. Je dois dire toutefois que leur valeur réelle me paraît peu considérable.

Avec la plupart des auteurs depuis Haller et Gall, nous admettons que la chaîne ganglionnaire représente la moelle épinière des Vertébrés. Il existe chez les Crustacés un fait intéressant qui semble fournir un appui à cette opinion. Chez ces animaux, en effet, la chaîne ganglionaire se trouve renfermée dans une sorte de canal vertébral, formé aux dépens de l'arceau inférieur des anneaux du corps. La position de ce système nerveux au-dessous des organes digestifs a donné lieu à d'ingénieuses interprétations dont je dois vous dire un mot. E. Geoffroy Saint-Hilaire disait que l'animal marche en quelque sorte sur son dos, tout le corps ayant ainsi subi un renversement complet ; et, au nombre des arguments pouvant servir d'appui à son opinion, il citait ce fait indiqué par Dugès, que le vitellus des Articulés s'attache sur la région du corps opposée à celle avec laquelle les membres sont en rapport. Cette vue théorique est très-discutable ; et, pour nous en tenir aux objections tirées de notre sujet, nous voyons bien qu'on

arrive ainsi à expliquer comment la chaîne ganglionnaire abdominale, représentant la moelle épinière, se trouve au-dessous de l'appareil digestif, puisque, l'animal étant retourné, la face dorsale dirigée vers la terre, cette chaîne, en définitive, est en rapport avec cette face dorsale ; mais le cerveau ? Il subit nécessairement un sort inverse, et l'hypothèse en question le met en rapport avec la face ventrale de l'animal. N'est-ce pas assez pour montrer ce qu'il y a de défectueux dans cette hypothèse ?

Chez les Annelés, chaque ganglion correspond à un segment du corps formé souvent de plusieurs anneaux, comme par exemple, chez la Sangsue, dont toutes les parties se répètent de cinq en cinq anneaux. Chaque segment possède ainsi, outre ce ganglion, une portion semblable des principaux appareils, même parfois des appareils des sens. Il en est ainsi du Polyophthalme, chez lequel, comme l'a montré M. de Quatrefages, chaque segment est muni de deux yeux rudimentaires qui reçoivent chacun du ganglion correspondant un filet nerveux, véritable nerf optique. Ces segments séparés ont été nommés des zoonites, par Moquin-Tandon. Ce professeur considérait les animaux de cet embranchement comme formés chacun de plusieurs animaux élémentaires placés les uns à la suite des autres. Cette idée est très-ingénieuse et très-vraie. Chez les animaux supérieurs eux-mêmes, on trouve un vestige de cette division dans la colonne vertébrale.

Pour en finir avec les opinions émises sur les analogies que présente ce système ganglionnaire avec le système nerveux des animaux supérieurs, je dois vous dire que la plupart des auteurs considèrent, avec Newport et Siebold,

les ganglions céphaliques comme représentant l'encéphale. Le ganglion supérieur (ganglion cérébroïde) serait l'analogue du cerveau proprement dit, et le ganglion sous-œsophagien, avec les pédoncules qui constituent le collier, représenterait le cervelet et la moelle allongée.

Voyons maintenant quels sont les résultats principaux des recherches expérimentales qui ont été entreprises sur les Annelés, spécialement sur les Insectes. Un certain nombre d'expériences avaient déjà été faites par Treviranus, Walckenaer, Burmeister, Dugès ; M. Yersin avait déjà institué des recherches suivies ; mais c'est à M. Faivre, que j'ai déjà cité plusieurs fois, que sont dus les travaux les plus importants dans cette voie : ses recherches ont été faites sur le *Dytiscus marginalis*.

Le premier point à élucider, c'était de savoir si, dans le système nerveux des Annelés, il y a des parties sensitives et des parties motrices distinctes ; et il ne s'agit ici que des ganglions, car les nerfs paraissent mixtes dès leur origine. M. Faivre a vu que l'excitation du ganglion sus-œsophagien sur le Dytique ne paraît produire ni mouvement, ni indice de douleur. Ces indications rapprocheraient ce ganglion du cerveau des Vertébrés; mais il faut dire qu'il n'en est pas ainsi chez tous les Annelés. Je suis arrivé en effet chez l'Ecrevisse à un résultat notablement différent. Il est certain que la moindre piqûre des ganglions cérébroïdes (il y en a plusieurs comme nous l'avons vu) détermine des convulsions générales, et en même temps des mouvements violents des antennes et des yeux. Aussi ne vois-je pas l'expérimentation confirmer chez l'Ecrevisse l'assimilation que Newport et Siebold avaient faite entre les ganglions cérébroïdes et le cerveau des Vertébrés. Il y a de plus une différence anato-

mique : le cerveau proprement dit des Vertébrés ne fournit aucun nerf moteur, au lieu que chez l'Écrevisse il y a des nerfs musculaires qui naissent de cette masse ganglionnaire.

Pour le reste de la chaîne ganglionnaire, j'ai déjà exposé, dans une de mes premières leçons, les résultats obtenus par Newport, M. Valentin, M. Longet, M. Faivre (p. 140 et suiv.) ; il est inutile d'y revenir ici. Je vous rappelle seulement que j'ai constaté sur l'Écrevisse que les connectifs et les ganglions sont sensibles. Après la section des connectifs, dans un point de la longueur de la chaîne ganglionnaire, le pincement du bout caudal détermine des mouvements convulsifs dans la partie postérieure du corps ; et le pincement du bout céphalique produit un brusque sursaut et une agitation convulsive des parties antérieures, ce qui semblerait indiquer que cette excitation détermine de la douleur. Du reste, la sensibilité des ganglions et des connectifs, qui est très-manifeste chez les Insectes et chez les Crustacés, l'est bien moins chez certains Annelés. Ainsi chez la Sangsue, d'après Thomas, ces mêmes parties sont presque complétement insensibles, ce qui contraste singulièrement avec l'extrême sensibilité des téguments.

Je vous rappelle aussi que je vous ai parlé de l'action du curare et de la strychnine sur les Écrevisses. Je dois modifier un peu ce que j'en ai dit ; car je me suis assuré que ces deux substances toxiques ont une action assez énergique sur ces animaux. Je m'étais surtout servi de strychnine pure et les effets sont bien plus prononcés lorsqu'on emploie un sel soluble de strychnine, le sulfate par exemple. Si l'on introduit une assez grande quantité de ce sel dans une plaie faite à la face inférieure du corps dans l'intervalle

de deux des anneaux de l'abdomen, l'Écrevisse restant hors de l'eau, la mort apparente se produit au bout de dix à vingt minutes. L'animal ne tarde pas d'ailleurs ensuite à mourir tout à fait. Mais ce qu'il faut bien remarquer, c'est qu'il y a affaiblissement progressif, sans période d'excitabilité tétanique, fait important dans la comparaison des propriétés des éléments des ganglions nerveux de ces animaux à ceux de la moelle épinière des Vertébrés.

Le curare, introduit de la même façon en quantité suffisante, détermine aussi assez promptement la mort, moins rapidement toutefois que la strychnine.

Voyons maintenant s'il y a des entrecroisements entre les deux moitiés latérales de ce système. Swammerdam en avait figuré un au niveau des ganglions sous-œsophagiens d'un Crustacé. Les recherches d'Audouin et de M. Milne Edwards, confirmées par les expériences de M. Faivre, ont montré qu'il n'y a rien de semblable. J'ai observé constamment aussi chez l'Écrevisse des résultats qui s'accordent avec ceux que ces auteurs ont obtenus. La paralysie, lorsqu'elle a lieu à la suite d'une lésion d'une moitié latérale du système nerveux, est toujours directe. Quelquefois, au niveau du ganglion sous-œsophagien, ou dans les connectifs qui le réunissent aux ganglions suivants, j'ai vu à l'œil nu ou à la loupe une apparence d'entrecroisement; mais l'examen microscopique faisait reconnaître qu'il n'y avait qu'un plissement oblique accidentel, produisant une illusion plus ou moins grande.

Bien qu'il n'y ait pas d'entrecroisement reconnaissable entre les deux moitiés des centres nerveux, la section d'un des connectifs de la chaîne abdominale n'empêche pas d'une

façon absolue les irritations portant sur les parties situées du même côté et en arrière de se communiquer aux parties antérieures, ni les excitations volontaires de mettre en mouvement les parties qui reçoivent leurs nerfs de la moitié correspondante de la chaîne ganglionnaire, en arrière du lieu de la section. Lorsqu'on a ainsi coupé le connectif du côté droit sur une Écrevisse, dans l'intervalle qui sépare le premier du second anneau abdominal, on constate, lorsque l'animal est placé sur le dos, que dès qu'il fait des efforts pour se retourner sur la face ventrale, les fausses pattes abdominales du côté droit se meuvent comme celles du côté gauche. Lorsque l'Écrevisse est dans son attitude normale, les fausses pattes abdominales des deux côtés exécutent leurs mouvements ordinaires: on remarque cependant parfois une modification très-appréciable, consistant en ce que le synchronisme des mouvements ne s'établit pas toujours dès le premier moment à droite et à gauche. Les fausses pattes abdominales du côté droit sont en retard, et ce n'est que lorsque les mouvements deviennent vifs et énergiques, que la simultanéité est complète. Mais il faut dire que cette persistance des mouvements des fausses pattes du côté correspondant au connectif coupé, n'a pas une signification bien nette, car, ainsi que nous allons le voir, on observe encore des mouvements, spontanés en apparence, des fausses pattes des deux côtés, après une section transversale et complète de la chaîne ganglionnaire, vers la partie antérieure de l'abdomen.

Du reste, les fausses pattes abdominales et les valves caudales du côté droit conservent leur sensibilité, car lorsqu'on les pince, il se produit des mouvements généraux de tous les membres de l'animal. J'ai vu plusieurs fois les

fausses pattes et les valves caudales du côté de la section être plus sensibles en apparence que celles du côté opposé. Ces faits doivent vous rappeler les résultats que l'on observe à la suite de l'hémisection de la moelle, chez les Vertébrés. Les communications qui existent sans aucun doute chez les Invertébrés, entre les éléments des deux masses ganglionnaires plus ou moins coalescentes sur la ligne médiane, permettent aux excitations de se propager d'une moitié à l'autre des centres nerveux.

Un autre fait bien constant, c'est que, ainsi qu'on le sait depuis longtemps et que l'ont fait ressortir Moquin-Tandon, Dugès et d'autres, chaque ganglion est un centre indépendant d'action réflexe et d'actions coordonnées, adaptées. J'ai vous ai déjà cité les expériences de Dugès sur ce point. On ne doit jamais perdre de vue ce fait en physiologie générale. Ce qui est vrai ici, l'est encore pour chaque segment de la moelle des Vertébrés. La moelle épinière, de même que la chaîne ganglionnaire des Annelés, est une série linéaire de centres à la fois indépendants et gouvernés. Permettez-moi cette comparaison : ce sont des provinces avec une administration autonomique, mais soumises, dans de certaines limites, à une autorité supérieure.

Ces ganglions sont en outre la source de mouvements spontanés, du moins en apparence : c'est ce que vous allez constater par vous-mêmes, en examinant cette Écrevisse sur laquelle je viens de pratiquer une section transversale de la chaîne ganglionnaire, au niveau d'un des intervalles qui séparent les anneaux de l'abdomen. Vous voyez que les mouvements d'ensemble de la natation sont abolis ; l'animal ne peut plus fléchir brusquement son abdomen, comme il le faisait auparavant pour se lancer d'avant en arrière. Mais

vous observez encore quelques mouvements de temps en temps dans les fausses pattes abdominales, mouvements spontanés, du moins en apparence, simultanés, réguliers, rhythmés, avec des caractères normaux : ces mouvements ne sont sans doute que des mouvements machinaux, provoqués par le contact de l'eau ou par l'irritation de la plaie, et analogues à ces mouvements de locomotion, spontanés aussi en apparence, qu'exécutent de temps à autre les Vertébrés supérieurs auxquels on a enlevé le cerveau proprement dit.

Après ces notions sur la physiologie générale du système nerveux des Annelés, je dois vous donner quelques indications sur les fonctions des principaux centres ganglionnaires.

A. *Ganglion sus-œsophagien.* — Parmi tous les ganglions, ceux de la tête ont évidemment des fonctions prépondérantes. Dugès avait assuré, il est vrai, que l'ablation de l'œil et du lobe sus-œsophagien d'un côté, faite sur une Sauterelle, ne troublait en rien la régularité des mouvements de l'animal : mais ce résultat est en désaccord avec ceux qui ont été obtenus depuis. Ainsi M. Yersin avait déjà remarqué du trouble des mouvements après la lésion de cette masse nerveuse. Le Grillon ainsi mutilé n'a plus le même équilibre dans ses mouvements de locomotion, et il décrit des cercles du côté lésé vers le côté intact, ce que Treviranus avait déjà signalé. L'animal mord encore du pain qu'on lui présente, mais en même temps il y a un mouvement invincible des pattes qui le pousse en avant. M. Faivre, dont les expériences ont été faites sur le *Dytiscus marginalis*, a observé, après l'ablation d'un des lobes du ganglion cérébroïde, une rotation du côté opéré vers le

côté sain, avec affaiblissement dans les pattes du côté correspondant à la lésion. De plus, il a constaté qu'il y a, en même temps, paralysie de l'antenne du côté correspondant et excitation de celle du côté opposé. J'ai vu la même chose chez l'Écrevisse, du moins quant à l'influence des lésions unilatérales de cette masse ganglionnaire sur la locomotion. Lorsqu'on blesse profondément une des moitiés de la masse ganglionnaire sus-œsophagienne, il y a un affaiblissement assez manifeste des pattes du côté correspondant, mais surtout de la pince de ce côté. La sensibilité est conservée, si ce n'est dans l'antenne du même côté. Les lames caudales de ce côté m'ont paru dans un cas plus étalées que les autres. Un effet beaucoup plus frappant, c'est qu'il y a généralement une tendance à marcher en tournant autour de la partie postérieure de l'abdomen comme axe, et du côté lésé vers le côté sain, ce qu'on observe facilement en remettant l'animal dans l'eau : j'ai pu déterminer, par des lésions du même centre, chez ce Crustacé, un mouvement de rotation autour de l'axe longitudinal. J'ai même vu parfois une tendance à la culbute sur le dos. Rappelez-vous ce que des lésions analogues ont produit chez les Vertébrés, aussi bien pour ces résultats que pour les suivants, et vous serez frappés de l'analogie des effets. Si l'on enlève tout le ganglion cérébroïde sur un Dytique, l'Insecte, d'après Burmeister, serait privé de mouvement lorsqu'il est dans son attitude normale, hors de l'eau; mis sur le dos, il pourrait agiter ses pattes. Dans l'eau, il nagerait avec rapidité. Le Dytique ainsi opéré, d'après M. Faivre, continue encore à nager ou à marcher, mais il cesse de se diriger à volonté. Il y a paralysie des deux antennes, mais non des pièces de l'appareil buccal; l'animal mord avec assez de force le doigt

que l'on approche de sa bouche. Une section séparant complétement l'un de l'autre les deux lobes ne paralyse ni l'une ni l'autre antenne. J'ai vu à peu près les mêmes faits chez l'Écrevisse. Seulement, probablement à cause de la gravité de l'opération, l'affaiblissement était plus considérable. Lorsque la masse ganglionnaire sus-œsophagienne est tout à fait enlevée, l'animal remue ses pattes, mais sur place, sans avancer ni reculer. Les actions réflexes se produisent avec énergie. Les pinces se resserrent avec force sur les objets qu'on y interpose.

Il y aurait à rechercher dans ces expériences ce que devient l'instinct, celui de la préhension des aliments, par exemple ; ce serait le seul moyen de décider d'une façon définitive jusqu'à quel point la masse ganglionnaire cérébroïde représente le cerveau proprement dit des Vertébrés. Les expériences de Dugès sur la Mante religieuse ne sauraient résoudre la question; car, ainsi que je l'ai dit ailleurs, les mouvements qu'il observait dans le prothorax détaché du reste de l'animal peuvent être, à juste titre, rapprochés des réactions adaptées, défensives, qui se produisent chez les Vertébrés par l'intermédiaire de la moelle épinière. Quant aux autres faits rapportés par Walckenaer, par Dujardin et d'autres auteurs, ils ne prouvent non plus en aucune manière que les Insectes conservent quelques traces des véritables facultés cérébrales, après l'ablation des ganglions sus-œsophagiens et sous-œsophagiens. Qu'une Mouche s'envole, après qu'on lui a enlevé la tête ; qu'elle se remette sur ses pattes (ce qu'elle ne fait pas toujours), lorsqu'on la renverse sur le dos ; qu'elle frotte l'un contre l'autre les tarses de ses pattes ; qu'elle nettoie ses ailes avec ses pattes postérieures ; ce sont là des actes purement ma-

chinaux, tout à fait analogues à ceux qu'exécute une Poule à laquelle on a enlevé le cerveau proprement dit. Que l'abdomen d'une Guêpe continue à se mouvoir quand on le touche et à faire sortir son aiguillon dans tel ou tel sens suivant le point excité, il n'y a là rien qui diffère essentiellement des mouvements que nous avons étudiés chez les Grenouilles décapitées. Et l'on peut donner la même signification à tous les autres faits du même genre, cités par différents auteurs.

Passons aux autres ganglions.

B. *Ganglion sous-œsophagien.* — Les expériences de M. Faivre montrent que la destruction d'une moitié du ganglion sous-œsophagien paralyse les pièces buccales du côté correspondant, et détermine une agitation convulsive, en même temps qu'une exaltation de la sensibilité, dans les pièces homologues du côté opposé. Si on l'enlève complétement, on observe une paralysie complète des pièces de l'appareil buccal, et en même temps, l'abolition des mouvements spontanés de marche, de nage, bien que l'Insecte puisse encore faire mouvoir ses pattes : les antennes conservent leur motilité et leur sensibilité. Donc, d'après M. Faivre, si l'on étudie les masses ganglionnaires de la tête, relativement à leur influence sur la locomotion, les lobes cérébraux seraient le siége de la volonté et de la faculté de se diriger, et les ganglions sous-œsophagiens, le siége de la cause excitatrice et de la puissance coordinatrice des mouvements de locomotion. En outre, le ganglion cérébroïde présiderait aux sensations spéciales, le ganglion sous-œsophagien, à la préhension et à la mastication. Comme l'admettaient Newport et Siebold, on doit donc considérer, suivant M. Faivre, les ganglions sus- et sous-œsophagiens, avec les connectifs

qui les unissent les uns aux autres, comme une seule et même partie représentant l'encéphale des Vertébrés. J'ai déjà dit que l'on ne pouvait pas, en tout cas, assimiler sous tous les rapports le ganglion sus-œsophagien au cerveau proprement dit des Vertébrés, à cause de son influence directe sur les mouvements des appendices mobiles de la tête, et de son excitabilité.

Toutefois, les expériences ne donnent pas absolument les mêmes résultats chez tous les Annelés ; et, en particulier, l'excitation et la direction des mouvements de locomotion ne paraissent pas toujours être confiées exclusivement aux ganglions céphaliques. Ainsi, comme vous pouvez le voir, si l'on enlève les premiers anneaux de l'extrémité céphalique d'un Ver de terre, il continue encore à coordonner ses mouvements de façon à ramper dans le sens normal. Le trouble se manifeste lorsque la section est faite à une certaine distance de l'extrémité antérieure, et se prononce de plus en plus, au fur et à mesure que la section est faite plus loin de cette extrémité. Alors le tronçon postérieur ne peut plus, malgré l'énergie considérable de ses mouvements, se déplacer régulièrement d'arrière en avant.

C. *Ganglions thoraciques.* — Nous allons voir se produire un effet nouveau dans les expériences sur les ganglions thoraciques. Non-seulement ils ont de l'influence sur les mouvements des membres, mais aussi sur la respiration. Ainsi chez le Dytique, d'après M. Faivre, le ganglion métathoracique préside aux mouvements respiratoires. Il les excite, les coordonne et les entretient. Ces mouvements seraient influencés aussi par le ganglion sous-œsophagien qui, d'après le même auteur, coordonnerait les mouvements abdominaux liés à la respiration avec les mouvements de

la nage et de la marche. Quant aux ganglions abdominaux, ils ne joueraient, par rapport à ces mouvements, que le rôle de conducteurs.

Donc, relativement à la respiration, le ganglion métathoracique correspondrait, d'après M. Faivre, à la région des centres nerveux déterminée par M. Flourens comme centre respiratoire ou nœud vital.

Cette manière de considérer les ganglions thoraciques devient plus frappante encore, lorsqu'on connaît les observations de M. Dufour et de M. Fabre sur les Sphex, les Cerceris et les Ammophiles. Le premier de ces Insectes, pour assurer la nourriture de ses larves qui sont déposées dans un trou, et pour que l'aliment se conserve jusqu'au réveil des larves, renverse les Grillons sur le dos et les pique de son aiguillon dans les parties thoraciques des centres nerveux. En imitant le Sphex, en piquant une Mouche, un Grillon ou un Charançon, avec une aiguille trempée dans un liquide irritant, l'ammoniaque par exemple, on obtient le même effet; et il ne se produit pas lorsqu'on pique d'autres parties. Je suppose l'expérience faite sur un Grillon : on observe alors une mort apparente; huit ou quinze jours après, quelquefois plus, il y a encore des manifestations de la vie; de temps en temps on voit une profonde pulsation de l'abdomen; quelquefois, par l'excitation, on détermine des mouvements des antennes, des filets abdominaux; parfois ces mouvements peuvent paraître spontanés ; les pattes même peuvent se remuer, et la défécation peut avoir lieu. M. Faivre a pu conserver pendant un mois et demi, dans des tubes où la dessiccation était lente, des Grillons ainsi plongés dans une sorte de léthargie. En piquant la partie antérieure et médiane

de la face inférieure du thorax avec une aiguille non chargée d'un liquide irritant, on produit d'ailleurs les mêmes effets, ce qui montre qu'ils sont dus bien plus à la lésion traumatique du système nerveux qu'à des phénomènes d'intoxication.

D. *Ganglions abdominaux.* — Quant aux ganglions de la chaîne abdominale, nous ne savons pas encore s'ils ont, les uns ou les autres, un rôle spécial et distinct. J'ai déjà dit ce qui se passe relativement aux fausses pattes abdominales de l'Écrevisse, lorsqu'on a coupé la chaîne ganglionnaire en travers, en avant du premier anneau. Il y a un autre effet assez remarquable, c'est qu'il se produit aussitôt des mouvements rhythmiques alternatifs de bâillement et d'occlusion de l'orifice anal, qui durent pendant plusieurs minutes, et qui sont certainement accompagnés d'une contraction de l'intestin, car il y a d'ordinaire expulsion de matières fécales. On peut, au bout d'un certain temps, même au bout de deux jours, provoquer une nouvelle série de mouvements rhythmiques de l'anus, en pinçant le bout périphérique des connectifs coupés lors de l'opération. Il y a, en même temps, un mouvement très-prononcé, mais unique, des valves de la queue. Le mouvement par lequel les deux lèvres de l'orifice anal s'écartent, peut aussi être excité par action réflexe, en irritant ces lèvres ou leurs commissures. On peut encore les exciter, même après l'ablation du dernier ganglion : il y a donc probablement des parties centrales ganglionnaires, sources d'actions réflexes, siégeant au voisinage même de l'anus. Je n'ai pas encore pu constater directement leur existence.

E. *Grand sympathique.* — M. Faivre a fait aussi des expériences très-intéressantes sur le grand sympathique, soit

sur la partie de ce système qui est en rapport avec les ganglions céphaliques, soit sur une autre partie de ce système qu'il a signalée le premier et qui naît du dernier ganglion abdominal. Le temps ne me permettant pas d'insister, je me contente de signaler quelques-uns des résultats qu'il a obtenus.

Il existe chez certains Insectes des mouvements rhythmiques du pharynx. L'ablation, soit du ganglion sus-œsophagien, soit du ganglion sous-œsophagien, laisse ces mouvements intacts. L'ablation du ganglion frontal les fait cesser immédiatement.

Un autre fait remarquable signalé par M. Faivre, c'est que l'enlèvement du stomato-gastrique est suivi d'une excitation des mouvements de déglutition, excitation telle, que l'Insecte avale de l'air qui vient distendre l'œsophage et le jabot.

Enfin, M. Faivre a constaté que le ganglion frontal et les autres parties du système nerveux stomato-gastrique sont insensibles.

J'ai cherché si, sur une Écrevisse, la galvanisation des ganglions sus-œsophagiens ou sous-œsophagiens aurait une influence suspensive sur les mouvements du cœur. Je n'ai jamais rien obtenu de net. Je n'ai pas réussi davantage en galvanisant les diverses parties du grand sympathique. On parvient au contraire facilement à arrêter le cœur dans un état diastolique en plaçant les deux pôles d'une pile à courant continu, l'un d'un côté, l'autre de l'autre côté de la ligne médiane, à quelques millimètres en avant du cœur. On produit le même effet lorsque les pôles sont placés de la même façon en arrière du cœur.

Lorsqu'on a coupé en travers la chaîne abdominale et

que l'ouverture anale présente des mouvements rhythmiques de bâillement et d'occlusion, on peut faire cesser pendant quelques instants ces mouvements en galvanisant la partie caudale de la chaîne ganglionnaire coupée. Et l'ouverture reste béante pendant cette suspension des mouvements.

C'est le seul résultat, parmi ceux que j'ai cherché à obtenir chez les Articulés, qui puisse être rapproché de ceux que déterminent chez les Vertébrés les nerfs suspensifs. M. Faivre avait tenté des expériences analogues, en essayant d'arrêter les contractions rhythmiques que présente une partie de l'intestin des Dytiques, par la galvanisation des nerfs qui s'y rendent ; mais il n'avait obtenu aucun effet de ce genre.

J'ajouterai que le docteur Foster a fait voir qu'on produit l'arrêt diastolique du cœur chez les Crabes (et les Escargots) en appliquant un courant d'un intensité convenable au cœur lui-même.

Telles sont les notions que l'expérimentation a fournies jusqu'ici. On voit combien il sera intéressant de poursuivre ces études, qui ne peuvent manquer de jeter une assez vive lumière sur la physiologie générale du système nerveux.

TRENTE-QUATRIÈME LEÇON.

23 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX DES POISSONS.

Moelle épinière. — Encéphale des Ostéoptérygiens, des Sturioniens, des Sélaciens, des Cyclostomes. — Physiologie. — Effets de la cyclamine.

Le passage entre les Invertébrés, dont j'ai terminé l'histoire dans ma dernière leçon, et les Vertébrés, se fait assez brusquement. Cependant il existe un animal, l'Amphioxus ou *Branchiostoma lubricum*, que des travaux récents, surtout ceux de M. de Quatrefages, nous ont fait connaître, et qui peut être considéré comme formant la transition entre le deuxième et le premier embranchement. M. Milne Edwards propose de placer ce Vertébré dégradé dans une division particulière; pour d'autres zoologistes, il doit être rangé parmi les Poissons. L'Amphioxus ne possède ni vertèbres proprement dites, ni cœur, ni sang rouge, ni cerveau distinct. Son squelette n'est représenté que par la corde dorsale. La circulation s'effectue à l'aide de

vaisseaux dont plusieurs sont doués, dans certains points, de mouvements rhythmiques, et ce sont les parois de la cavité pharyngienne qui remplissent le rôle d'un appareil branchial. Le système nerveux central de l'Amphioxus offre une disposition toute particulière. Comme je l'ai dit, il n'y a pas de cerveau distinct; il n'y a rien non plus qui représente les autres parties de l'encéphale. Le centre nerveux est réduit à la moelle épinière qui offre une série de renflements, correspondant chacun à l'origine d'une paire de nerfs. La moelle se termine en avant par un renflement analogue à ceux que nous venons de mentionner, renflement qui donne naissance à cinq paires de nerfs, parmi lesquelles on remarque les nerfs optiques et deux autres nerfs allant se rendre aux appareils auditifs indiqués par M. Kölliker. Il y aurait donc, relativement à la disposition du système nerveux central, une certaine analogie entre l'Amphioxus et les Annelés : mais cette analogie ne saurait faire oublier les différences considérables qui les séparent sous ce même rapport; car ici, il n'y a rien qui ressemble au collier œsophagien des Annelés ; d'autre part, le système nerveux est situé au-dessus des principaux appareils de la vie organique, et non pas au-dessous, comme il l'est chez les Annelés.

Chez les autres Poissons, nous retrouvons le type du système nerveux central des Vertébrés bien mieux dessiné, bien plus arrêté. Il y a, chez la plupart des Poissons, deux systèmes: le système cérébro-spinal et le système grand sympathique. Étudions le myélencéphale.

La moelle épinière diffère en général assez peu de celle des autres Vertébrés. Elle offre un canal central dans toute son étendue. Sa grosseur est assez considérable, si on la com-

pare au petit volume de l'encéphale. Elle occupe en général toute la longueur du canal vertébral ; mais il y a cependant quelques exceptions et les plus connues sont celles que nous montre le Poisson-lune (*Orthragoriscus mola*) et la Baudroie (*Lophius piscatorius*). J'ai déjà indiqué la disposition de la moelle épinière chez ces deux Poissons. Nous avons vu que la moelle se termine, chez eux, à l'extrémité postérieure de la cavité crânienne, et que le canal vertébral ne contient que le *filum terminale* enveloppé, pour ainsi dire, par la touffe de nerfs, connue sous le nom de *queue de cheval*. Nous avons vu également que cette moelle si courte n'offre pas, comme on l'avait dit, de renflements correspondant à l'origine des nerfs. Enfin je vous rappelle que chez la Baudroie, nous avons trouvé que l'extrémité du *filum terminale* forme une sorte de petit ganglion d'où naissent les nerfs destinés à la nageoire caudale. Ce renflement ganglionnaire terminal n'existe pas chez le Poisson-lune ; mais on le retrouve à l'extrémité de la moelle chez d'autres Poissons, et il a reçu le nom de *ganglion abdominal*, dénomination qu'il vaudrait mieux convertir en celle-ci : *ganglion caudal*. Chez la Baudroie, ce ganglion contient, intercalés dans une substance amorphe, très-légèrement grenue, d'innombrables petits noyaux analogues à ceux que l'on trouve dans le cervelet. Il y a de plus quelques cellules très-pâles, très-transparentes, renfermant un noyau assez grand et difficile à voir. Dans le noyau se trouve un nucléole bien visible, offrant, comme dans les autres cellules des centres nerveux, une sorte d'éclat gras.

Je vous rappelle encore qu'on avait indiqué aussi la moelle du Lump (*Cyclopterus lumpus*) comme offrant des renflements plus ou moins analogues à ceux des animaux

annelés, et je vous montre de nouveau la moelle d'un animal de cette espèce, afin que vous puissiez bien vous convaincre par vous-mêmes qu'il n'y a point de renflements de cette sorte, et que cette moelle est tout à fait semblable à celle des Poissons ordinaires.

La moelle épinière qui présente la conformation la plus remarquable est celle de la Lamproie (*Petromyzon fluviatilis* ou *P. marinus*). Elle a la forme d'un ruban aplati (1). Elle est du reste élastique, assez résistante, et l'on peut même, après avoir retranché la queue et la tête de l'animal, la retirer tout d'une pièce par une des ouvertures ainsi faites au canal vertébral. Je vous ai d'ailleurs déjà montré cette moelle en vous parlant de la structure du cordon rachidien et vous disant quelques mots des recherches de M. Owsjannikow.

Quant à la moelle épinière des Sélaciens (*Raies*, *Squales*), elle est, comme celle des Poissons osseux, très-volumineuse relativement aux dimensions de l'encéphale. Lorsqu'elle a été soumise à l'action de l'acide chromique pendant trois ou quatre semaines, il est assez facile d'en couper des tranches minces que l'on peut examiner à l'aide du microscope. A l'œil nu, sur la surface des coupes, on reconnaît bien alors le dessin formé par la substance grise. Chez la Raie, la substance grise constitue deux amas qui, sur les coupes, sont allongés d'avant en arrière, le dessin ressemble un peu à celui que forme la substance grise dans la moelle des Mammifères, vers la région lombaire. Il y a deux commissures transversales éloignées l'une de l'autre de près d'un

(1) D'après M. Valentin, la moelle épinière des Chimères serait également rubanée et élastique dans sa partie postérieure.

demi-millimètre. Le canal central est situé immédiatement en arrière de celle de ces deux commissures qui est le plus en avant, et il est assez petit pour qu'il soit difficile de l'apercevoir à l'œil nu.

Chez le Squale-nez *(Squalus cornubicus)*, la substance grise forme deux petites masses arrondies, situées chacune au milieu de la moitié correspondante de la moelle, et qui envoient chacune une mince bande vers l'axe médian. Au niveau de cet axe, on voit sur la coupe une tache grisâtre analogue comme dimension à celle que forme la substance grise, et à peu près au milieu de cette tache se trouve le canal central qui est très-petit, comme chez la Raie.

Chez la Raie, l'examen microscopique montre que le nombre des cellules nerveuses n'est pas du tout en rapport avec l'étendue apparente de la substance grise, car les cellules sont peu nombreuses dans chaque tranche mince.

Les cellules nerveuses sont assez grandes, souvent triangulaires, parfois fusiformes et allongées. Elles ont jusqu'à 12 centièmes de millimètre dans leur plus grande dimension. Elles sont situées dans un espace assez restreint situé sur le prolongement de la commissure qui est en rapport avec le canal central. Elles ne paraissent pas avoir de direction nettement prédominante. On n'y reconnaît qu'avec la plus grande difficulté le noyau et le nucléole, lorsque la moelle a été traitée par les agents dont on se sert d'ordinaire pour rendre les préparations transparentes. Je n'ai pas non plus réussi à voir des communications intercellulaires, ni à constater le rapport des pôles avec les fibres des racines nerveuses.

Chez le Squale-nez, on distingue très-facilement les cellules nerveuses dans les colonnes de substance grise. Sur

une moelle ayant 4 millimètres et demi de diamètre transversal, les colonnes de substance grise ont chacune 60 centièmes de millimètre de diamètre. Les cellules sont dirigées en général d'avant en arrière : elles paraissent toutes multipolaires, et il en est certainement qui ont plus de six prolongements. Elles sont ordinairement très-allongées, parfois triangulaires ou irrégulièrement étoilées : les plus grandes de ces cellules ont une longueur de plus de 20 centièmes de millimètre. Sur les tranches très-minces coupées transversalement, on voit de dix à vingt cellules dans chaque amas de substance grise. Le reste de la substance grise est formé par une gangue de substance amorphe, granuleuse, traversée par de fines fibrilles entremêlées dans tous les sens, et au milieu de laquelle sont disséminés des noyaux et des corpuscules plasmatiques. Il y a de plus de nombreux vaisseaux capillaires. On voit aussi très-difficilement le noyau et le nucléole des cellules nerveuses sur les préparations rendues transparentes; cependant je suis parvenu à les bien voir sur des tranches minces d'une moelle durcie dans l'alcool, en colorant ces tranches au moyen de la fuchsine et en les traitant ensuite par la glycérine. On suit assez loin les pôles, on en voit quelques-uns qui se divisent; mais je ne suis pas arrivé à suivre des pôles d'une cellule à une autre, ni à constater leurs relations avec les fibres des racines des nerfs ou des faisceaux de la moelle.

Le canal médian, examiné sur ces coupes, se montre tapissé, comme chez tous les Vertébrés, d'un épithélium cylindrique. Il est entouré d'un tissu conjonctif fibrillaire, mêlé de substance amorphe, et qui se prolonge en avant et en arrière vers les deux sillons. Le prolongement postérieur de ce tissu est beaucoup plus large que l'antérieur, et

l'on reconnaît dans ces deux prolongements, mais surtout dans le postérieur, de très-nombreux entrecroisements entre les fibrilles qui le constituent. Ces fibrilles entrecroisées paraissent bien appartenir toutes au tissu conjonctif.

J'ai examiné aussi des tranches minces, longitudinales, coupées de la face supérieure à la face inférieure, et passant par la substance grise. On voit très-bien sur ces coupes les longues cellules, étagées les unes en avant des autres, et situées au milieu de la gangue conjonctive. Ces cellules, vues sur ces coupes, sont aplaties généralement d'avant en arrière (la moelle étant supposée dans sa situation normale).

La moelle épinière de la Carpe (*Cyprinus Carpio*) que nous pouvons prendre comme type de la sous-classe des Poissons osseux, est très-légèrement aplatie de haut en bas et présente un sillon antérieur et un sillon postérieur bien marqués. Le canal central, tapissé d'épithélium cylindrique, est entouré d'une couche assez épaisse de tissu conjonctif fibrillaire, parsemé de nombreux corpuscules plasmatiques. Ce tissu se reconnaît sur les coupes transversales d'une moelle durcie par l'acide chromique, parce qu'il offre une coloration moins foncée que la partie formée de fibres nerveuses. De cette enveloppe épaisse partent des prolongements en divers sens ; elle se prolonge surtout vers les deux sillons antérieur et postérieur, formant là, dans chacun de ces deux sens, une bande assez étroite où les fibrilles s'entrecroisent d'un côté à l'autre. Sur les coupes, on voit encore une partie moins colorée que le reste de la moelle et qui paraît correspondre aux cordons postérieurs de l'Homme. L'examen microscopique montre en effet que ce sont les cordons supérieurs (postérieurs) de la moelle, qui sont

formés de fibres nerveuses bien plus grêles que celles des autres faisceaux.

Quant aux cellules nerveuses, elles sont réellement très-peu nombreuses. Elles forment de chaque côté de la ligne médiane, plus près de la face inférieure que de la face supérieure, un très-petit amas composé de cinq à dix cellules dans une tranche mince préparée pour l'examen microscopique. Ces cellules sont ordinairement allongées, irrégulièrement triangulaires. Elles ont au moins trois pôles, et quelquefois cinq ou six. Elles ne sont pas entourées d'une substance bien différente de celle qui constitue les parties voisines, de telle sorte qu'à vrai dire, du moins chez la Carpe et près de l'encéphale (c'est sur cette région de la moelle qu'ont porté surtout mes observations), il n'y a pas de substance grise analogue à celle des Vertébrés supérieurs. Les dimensions des cellules sont certainement moins considérables que chez les Sélaciens. Le noyau et le nucléole de chaque cellule se voient plus facilement. J'ai suivi les pôles des cellules dans plusieurs préparations, mais je n'ai jamais été heureux pour voir, comme M. Owsjannikow et M. Stieda, les relations de ces pôles avec les fibres des racines des nerfs. De même, je n'ai pas pu voir les prolongements internes de ces cellules se prolonger jusqu'à la ligne médiane. M. Stieda n'a pas vu non plus, chez le Brochet, les prolongements des cellules d'un côté communiquer avec les cellules du côté opposé.

Le reste de la moelle est constitué par des fibres nerveuses dont la coupe transversale ressemble complétement à celle des fibres de la moelle des Mammifères. Il y a un filament axile, plus ou moins gros, entouré d'une gaîne de matière médullaire, et cette gaîne est elle-même circon-

scrite par une enveloppe propre. Les fibres nerveuses sont contiguës les unes aux autres, ou plutôt elles ne laissent entre elles que de bien faibles intervalles remplis par des éléments conjonctifs fibrillaires. Ces derniers éléments émanent de la pie-mère spinale et s'étendent jusqu'à l'amas central de tissu conjonctif, en s'insinuant entre les fibres nerveuses dans tous les sens : ils sont peut-être plus rares encore relativement que les éléments analogues de la moelle des Mammifères.

On trouve enfin dans toute l'étendue des coupes de nombreux vaisseaux, pour la plupart capillaires.

Je n'ai pas étudié par moi-même la moelle épinière des Sturioniens. Mais la figure que M. Owsjannikow a donnée d'une coupe transversale de la moelle de l'Esturgeon, montre que cette moelle ne ressemble entièrement ni à celle des Poissons osseux, ni à celle des Sélaciens. Toutefois, elle me paraît offrir une analogie plus grande avec celle de ces derniers qu'avec celle des premiers. Chez l'Esturgeon, les cellules sont situées, comme chez les Sélaciens, dans deux amas bien délimités de substance grise, situés chacun dans une des moitiés latérales de la moelle, et reliés l'un à l'autre par un prolongement qui gagne, par un trajet un peu courbe, le voisinage du canal central, se confondant là avec le tissu conjonctif qui entoure ce canal. Il faut bien dire pourtant que par leur petit nombre et par leurs formes les cellules nerveuses de la moelle de l'Esturgeon se rapprocheraient plutôt de celles des Poissons osseux que de celles des Sélaciens. Par la structure de leur moelle épinière, les Sturioniens seraient donc, comme ils le sont par la disposition de leur encéphale, intermédiaires à ces deux groupes de Poissons.

M. Owsjannikow a tracé une description tellement nette de la structure de la moelle épinière de la Lamproie, que je ne puis guère que résumer en quelques mots les résultats de ses recherches, en vous disant que mes propres études les confirment sur presque tous les points.

M. Owsjannikow a examiné d'abord des tranches minces de la moelle, faites parallèlement aux faces de l'organe, et il a représenté une partie d'une de ces tranches, prise au milieu de l'épaisseur de la moelle. On y voit, à partir du bord interne de la tranche, au voisinage du canal central, d'abord de très-larges fibres, les fibres de Müller, séparées par du tissu conjonctif, et entre lesquelles on aperçoit par transparence des cellules assez grandes, arrondies, munies d'un noyau et d'un nucléole, et pourvues au moins de deux prolongements, l'un dirigé vers l'extrémité céphalique, l'autre vers l'extrémité caudale, et allant, d'après M. Owsjannikow former les fibres de Müller. Plus en dehors se voit un amas allongé de cellules nerveuses très-nombreuses, allongées transversalement, entourées d'un tissu conjonctif pourvu de nombreux corpuscules plasmatiques. Ces cellules auraient chacune quatre pôles, quelquefois cinq. Deux iraient, l'un dans la racine antérieure, un autre vers la racine postérieure, un troisième se porterait vers le cerveau, un quatrième se dirigerait de dehors en dedans, traverserait le milieu de la moelle et servirait de commissure entre deux cellules situées l'une dans la moitié droite, l'autre dans la moitié gauche. Un cinquième enfin, qui n'existerait pas toujours, unirait peut-être les cellules de l'amas latéral aux grosses cellules dont nous avons parlé tout d'abord. En dehors des cellules nerveuses de l'amas latéral (représentant la substance grise des

Mammifères), se voient des fibres nerveuses beaucoup plus petites que les fibres de Müller. Il y a enfin des vaisseaux.

Avant d'aller plus loin je dois dire qu'il y a lieu de modifier quelques traits de cette description. Je n'ai pas examiné, comme M. Owsjannikow, des tranches minces pratiquées parallèlement aux faces de la moelle ; mais je suis parvenu à rendre le tissu de la moelle assez transparent pour que l'étude des cellules puisse se faire sur la moelle intacte. Il suffit, pour obtenir ce résultat, de prendre un petit segment d'une moelle ayant macéré dans l'alcool, de l'imbiber de solution alcoolique de fuchsine, puis, lorsque l'on juge que la matière colorante a pénétré partout, de placer sur le segment ainsi traité quelques gouttes de glycérine. Au bout de quelques heures, la transparence est devenue assez grande pour permettre de distinguer les principaux détails de la structure de la moelle (1). On voit alors très-bien les différentes particularités que je viens d'indiquer ; mais on aperçoit de plus d'autres cellules dont M. Owsjannikow n'a pas fait mention. Ces cellules sont placées dans le voisinage des bords latéraux de la moelle, plusieurs même sont presque au contact de ces bords. Elles sont plus petites que les cellules des masses latérales et que celles qui sont disséminées à une petite distance en dehors

(1) Ce procédé de préparation ne donne aucun résultat satisfaisant pour la moelle des Poissons osseux et des Sélaciens, après macération dans la solution aqueuse d'acide chromique. Un des meilleurs modes de préparation dans ce cas, consiste à imbiber les tranches minces de solution alcoolique de fuchsine, à les laisser dessécher, puis à les couvrir de quelques gouttes d'essence de térébenthine vieillie. Ce mode de préparation, qui est très-bon aussi lorsqu'il s'agit de la moelle épinière des Mammifères, durcie par l'acide chromique, ne peut point servir pour la moelle de la Lamproie, après macération dans l'alcool.

du canal médian (1). Quelques-unes d'entre elles sont triangulaires, d'autres sont fusiformes, très-allongées, bipolaires ou multipolaires, et sont placées obliquement ou transversalement, un des prolongements terminaux se dirigeant vers le centre, et les autres vers le bord latéral. Quand on comprime un peu, on peut voir même parfois ces derniers prolongements faire saillie hors de ce bord. Ces cellules sont munies d'un noyau contenant un nucléole, et les diverses parties constituantes de la cellule se teignent, sous l'influence de la fuchsine, comme les parties correspondantes des autres cellules (noyau plus faiblement teint que la cellule ; nucléole plus fortement coloré que la cellule) (2).

D'autre part, sur ces préparations, j'ai pu suivre les prolongements internes des cellules des masses latérales jusqu'auprès de la ligne médiane, vers laquelle ils se rendent par un trajet transversal ou oblique d'arrière en avant ; mais je ne les ai vus la traverser que tout à fait exceptionnellement : le plus souvent, arrivés à une faible distance de la ligne médiane, ils se courbent d'arrière en avant après s'être divisés, et on les perd bientôt de vue au milieu des fibres qui ont la même direction.

Enfin j'ai vu que beaucoup de cellules des masses latérales ont plus de quatre prolongements. C'est, du reste, une

(1) Les cellules des masses latérales ont $0^{mm},12$ de longueur sur $0^{mm},04$ de largeur. Leur noyau, qui est un peu elliptique, a $0^{mm},03$ dans son grand axe ; le nucléole est arrondi et a $0^{mm},005$ à $0^{mm},007$ de diamètre.

Les cellules arrondies, voisines du milieu, ont $0^{mm},06$ de diamètre ; leur noyau et leur nucléole ont à peu près les dimensions de ceux des cellules précédentes.

(2) M. Reissner, qui a fait aussi des recherches sur la structure de la moelle épinière de la Lamproie, ne paraît pas non plus avoir signalé nettement l'existence de ces cellules.

remarque que j'ai pu faire aussi en examinant soit des tranches longitudinales, coupées perpendiculairement aux surfaces de la moelle, soit des coupes transversales.

Sur les coupes longitudinales passant par les amas latéraux de cellules, on constate facilement que ces cellules sont situées dans une gangue formée de tissu fibrillaire et de substance amorphe finement grenue; et l'on reconnaît bien les corpuscules plasmatiques de cette gangue. Ces coupes ont l'avantage de faire voir qu'outre les pôles que l'on aperçoit en regardant à plat des segments intacts de la moelle, il en est d'autres qui partent des cellules pour se diriger vers les deux faces, supérieure et inférieure, de la moelle. Je n'ai jamais pu voir d'union entre des cellules plus ou moins voisines les unes des autres, au moyen de leurs prolongements polaires. Je n'ai pas été plus heureux en examinant des segments complets de la moelle. J'ai bien vu quelquefois un pôle d'une cellule qui paraissait aboutir à une autre cellule; mais lorsque j'examinais bien attentivement si cette communication avait lieu en réalité, j'arrivais toujours à me convaincre que le pôle parti d'une cellule, et semblant se terminer dans une autre cellule, poursuivait sa route au-dessous ou au-dessus de celle-ci.

Les tranches transversales très-minces, traitées comme je l'ai indiqué, montrent d'une façon très-distincte la structure de la moelle. Ces tranches sont fusiformes, mais un peu courbées dans le sens de la face abdominale de la moelle, de telle sorte qu'elles ont, en définitive, un bord supérieur convexe, un bord intérieur légèrement concave, et deux extrémités terminées par des angles mousses. On voit, au milieu de la coupe, le canal médian, qui est tapissé de cellules cylindriques pressées les unes contre les

autres, et qui a, vers la région moyenne de l'animal, 0mm,02 de diamètre. A une certaine distance du canal médian, à peu près au milieu de l'espace qui le sépare des extrémités de la tranche, un peu plus loin cependant du milieu que des extrémités, se voient des cellules nerveuses. Sur la coupe représentée par M. Owsjannikow, il y en a quatre de chaque côté, mais cette coupe est faite près du quatrième ventricule. Sur les coupes pratiquées plus en arrière, au milieu de la longueur de la moelle par exemple, on ne voit souvent qu'une seule cellule de chaque côté, et jamais plus de deux. Ces cellules sont entourées de matière granuleuse et fibrillaire. C'est sur ces préparations qu'il est le plus facile de compter les pôles. J'ai vu des cellules qui en avaient cinq, six, jusqu'à dix. Ces pôles ont une grosseur variée au niveau de leur origine. Les plus gros ne tardent pas à se diviser en deux ou même parfois en trois branches. Je n'ai jamais pu, sur ces coupes, suivre jusque dans la moitié opposée de la moelle, les prolongements polaires qui se dirigent de dehors en dedans. En dedans de ces cellules, et au-dessous du niveau du canal médian, se voient les coupes des fibres de Müller. La substance formant ces fibres est revenue sur elle-même dans l'alcool, de telle sorte qu'elle n'occupe plus tout l'espace qu'elle remplit sans doute lorsque la moelle est fraîche : elle constitue des filaments assez gros, tout à fait analogues aux filaments axiles des fibres nerveuses des Vertébrés supérieurs, et qui sont chacun au milieu d'une lacune tout à fait arrondie. Entre ces filaments et le bord de la lacune est un espace absolument vide. Ces filaments ont la même apparence que les pôles des cellules nerveuses et n'en sont peut-être que les prolongements, comme le pense M. Ows-

jannikow; toutefois, ils sont certainement plus gros que ces pôles examinés à cette distance des cellules. Ces filaments sont assez résistants, et lorsqu'on a comprimé un peu un segment intact de la moelle et qu'il est revenu ensuite sur lui-même par élasticité, ces filaments deviennent onduleux, probablement parce qu'ils ne sont pas élastiques, comme le reste du tissu, et qu'ayant participé à l'allongement produit par la compression, ils n'ont pas pu reprendre leurs dimensions primitives. J'ai examiné avec beaucoup d'attention si la lacune, dont le milieu est occupé par la fibre axile, est limitée par une membrane propre, et je n'ai jamais pu constater l'existence de la paroi membraneuse admise par M. Owsjannikow. Jusqu'à la limite de la lacune, on ne voit que la gangue conjonctive.

Sur quelques coupes, on distingue une des cellules voisines du milieu de la moelle ou une de celles qui sont voisines des bords. Dans le reste de la coupe on aperçoit de très-nombreuses fibres, beaucoup plus grêles que les fibres de Müller et séparées les unes des autres par de faibles intervalles remplis par la gangue conjonctive.

Ces notions sommaires suffisent pour vous donner une idée des analogies et des différences qui existent entre la structure de la moelle épinière des Poissons et la structure de la moelle des Vertébrés supérieurs. Et, en somme, les analogies me paraissent l'emporter de beaucoup sur les dissemblances.

Nous n'avons pas fait d'expériences spéciales sur la physiologie de la moelle épinière chez les Poissons; mais ce que nous savons des fonctions de leurs racines nerveuses rachidiennes est tout à fait d'accord avec ce qui existe chez les autres Vertébrés, et par conséquent, nous pouvons

admettre, par une induction très-légitime, que les diverses parties de la moelle ont, chez les Poissons, les mêmes fonctions que les parties correspondantes chez les Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Batraciens.

Encéphale des Poissons.

Pour étudier l'encéphale des Poissons, nous examinerons d'abord celui des Poissons osseux (*Ostéoptérygiens* ou *Ostichthes*), puis nous comparerons à l'encéphale de ces Poissons celui des Sélaciens, celui des Sturioniens et celui des Cyclostomes (*Lamproie*).

A. *Encéphale des Poissons osseux.* — Chez ces animaux, l'encéphale offre une configuration et une disposition assez constantes. Il y a toutefois des variations plus ou moins importantes dont je vous dirai quelques mots.

Prenons pour type l'encéphale de la Carpe. Vous pourrez voir sur les pièces que je mets sous vos yeux les diverses parties dont je vais vous parler. Nous examinerons d'abord l'encéphale par sa face supérieure.

En avant de l'encéphale, à une distance assez grande de la masse nerveuse qui le constitue, se trouvent deux petits corps sphéroïdaux, grisâtres, manifestement composés de matière nerveuse. Ce sont les *lobules olfactifs*, lesquels sont reliés à l'encéphale par deux tractus blanchâtres que vous reconnaissez immédiatement pour les analogues des *processus olfactifs* des Vertébrés supérieurs.

Les processus olfactifs prennent origine à la face inférieure des premiers renflements de l'encéphale. Ces renflements sont les *lobes cérébraux*. Ils n'ont pas été déterminés ainsi par tous les auteurs. Quelques-uns ont voulu y voir des lobes olfactifs; mais il n'est pas douteux que la véri-

table détermination ne soit celle que je viens d'indiquer. Tiedemann, tout en l'acceptant, la modifiait cependant, car il voyait dans ces renflements les lobes cérébraux réduits aux corps striés. Cette manière de voir ne me paraît pas suffisamment justifiée. Ces deux lobes sont reliés l'un à l'autre par une commissure représentant la commissure antérieure. C'est à ces lobes que viennent se rendre les pédoncules cérébraux ; quelquefois on observe des circonvolutions rudimentaires et des rudiments de ventricules latéraux, analogues à ceux des Oiseaux ; enfin, comme je vous l'ai dit, c'est de là que naissent les processus olfactifs. Ces diverses raisons nous autorisent complétement à considérer ces lobes comme de vrais lobes cérébraux.

En arrière des lobes cérébraux, nous trouvons la *glande pinéale*, munie de pédoncules grêles, lesquels vont s'insérer sur la face supérieure des pédoncules cérébraux. La présence de ce petit corps en arrière des renflements dont nous venons de dire quelques mots donne un appui des plus solides à la détermination que nous en avons faite.

Toujours en regardant l'encéphale par sa face supérieure, on aperçoit encore, en arrière des lobes cérébraux, les *lobes optiques*, qui sont les analogues des tubercules bijumeaux des Oiseaux et des Reptiles. Tous les auteurs ne sont pas de cet avis : pour Camper, ce seraient les lobes cérébraux ; pour Leuret, ces lobes représenteraient à la fois les tubercules bijumeaux et certaines parties intégrantes du cerveau proprement dit, à savoir, le corps calleux, la voûte à trois piliers, la cloison transparente, les corps striés. Ce qui nous montre que ce sont là les lobes optiques, c'est leur position en arrière de la glande pinéale, en avant de la quatrième paire des nerfs crâniens (nerfs pathétiques), dont

l'origine, chez tous les Vertébrés, se trouve en arrière des tubercules bijumeaux ou quadrijumeaux. Enfin, ces tubercules donnent naissance aux nerfs optiques. Une circonstance qui a pu contribuer à écarter certains auteurs de la véritable signification anatomique de ces lobes, c'est qu'ils sont rapprochés l'un de l'autre et accolés sur la ligne médiane, tandis que chez les Oiseaux, par exemple, ils sont déjà rejetés sur les côtés. Mais un simple coup d'œil jeté sur l'encéphale des Reptiles et des Batraciens montre que leurs lobes optiques ou tubercules bijumeaux sont accolés aussi l'un à l'autre sur la ligne médiane. De plus, chez les Oiseaux eux-mêmes, une disposition tout à fait semblable se montre pendant la période embryonnaire. On pourrait objecter aussi contre la qualification de tubercules bijumeaux, le volume considérable de ces parties comparé à celui des lobes cérébraux ; mais vous pouvez voir encore en examinant cette série de pièces anatomiques, que les tubercules bijumeaux chez l'embryon de Poulet, à un certain moment du développement, sont plus gros que les lobes cérébraux.

Mais ce qui pourrait surtout faire hésiter sur la dénomination à donner à ces renflements particuliers, c'est la complication considérable de leur contexture, comparée à la simplicité apparente de la constitution des tubercules bijumeaux.

Les tubercules optiques des Poissons sont creux, et la cavité de chacun des tubercules communique librement avec celle de l'autre tubercule. Les parois de ces cavités sont reliées l'une à l'autre sur la ligne médiane par des fibres nerveuses transversales ; ces fibres d'ordinaire ne sont pas visibles sans préparation, à cause de l'affrontement

exact des parois des deux tubercules sur la ligne médiane; mais, chez la Carpe, les parois sont séparées l'une de l'autre par un intervalle de forme triangulaire, à sommet en avant, à base en arrière, et, dans cet intervalle, on voit immédiatement les fibres commissurales dont je viens de parler. C'est l'ensemble de ces fibres qui a été désigné par quelques anatomistes sous le nom de *corps calleux*, désignation évidemment erronée. Quand on ouvre les lobes optiques, on voit au-dessous de ce prétendu corps calleux, deux petites bandelettes unies quelquefois l'une à l'autre sur la ligne médiane, quelquefois s'écartant angulairement l'une de l'autre, d'avant en arrière, et lorsqu'on les suit en avant, on les voit aller se mettre en rapport avec une commissure blanche très-nette qui repose sur le fond de la cavité des tubercules et qui a une direction transversale. Les bandelettes en question ont été nommées, à tort aussi, *voûte à trois piliers* : elles ne sont en définitive que des prolongements de la commissure dont nous venons de parler. Chez les autres Vertébrés, nous avons d'ailleurs retrouvé une disposition semblable, plus ou moins masquée par la soudure des prolongements membraniformes avec la substance des lobes optiques. Quant à la commissure d'où partent ces prolongements, et qui est située au devant de l'ouverture supérieure de l'infundibulum, c'est la commissure des *nates* chez les Mammifères.

Au-dessous de ces bandelettes on rencontre deux fortes saillies accolées latéralement l'une à l'autre sur la ligne médiane. Ces saillies sont en relation en arrière avec le cervelet, et elles reçoivent par leur base un faisceau assez volumineux, détaché des pédoncules cérébraux. Que sont ces saillies ? On ne les retrouve pas nettement chez les autres Ver-

tébrés. Toutefois, nous avons vu des renflements du même genre, et très-développés aussi, chez le Caïman. J. Müller dit qu'on en trouve chez le Crocodile et chez la Grenouille. Chez ce dernier animal, je n'ai pas trouvé de saillies comparables à celles dont il est ici question. Lorsqu'on ouvre les lobes optiques à leur partie supérieure, on voit bien une sorte de bourrelet dans chacun des lobes, mais ce bourrelet est formé par la paroi elle-même du lobe. Ne pouvant pour le moment déterminer avec précision la signification anatomique de ces saillies de la base des lobes optiques, nous les désignons sous le nom de *renflements médians intérieurs* des lobes optiques. Leur forme la plus ordinaire est celle d'*S* couchées tête à tête sur le fond de la cavité des lobes optiques. Ces deux renflements sont circonscrits à leur base, en dehors, par deux saillies grisâtres, réniformes, que Haller a nommées *tori semi-circulares*. Du bord externe et convexe de chacune de ces saillies partent en rayonnant des expansions fibreuses du pédoncule cérébral correspondant, lesquelles vont former en partie la couche interne de la paroi des lobes optiques. Du milieu même de la face supérieure de la même saillie, et sur toute sa longueur antéro-postérieure, sort une autre lame fibreuse qui va également se rendre à la couche interne de la paroi du lobe, en traversant obliquement de dedans en dehors et de bas en haut la cavité qu'elle subdivise en deux chambres. Ces *tori semi-circulares* ont été comparés aux corps striés ; mais certainement c'est encore une détermination fautive. Nous sommes, du reste, contraints de conserver le nom donné par Haller, car nous ignorons à quelle partie de l'encéphale des autres Vertébrés correspondent ces saillies.

Quelle que soit la complication des lobes optiques, nous ne voyons pas qu'il faille abandonner une détermination qui nous est indiquée d'une façon pour ainsi dire impérieuse par les connexions et les rapports de ces corps. La position de la glande pinéale au devant d'eux, l'origine des nerfs pathétiques à leur partie postérieure, et enfin leurs relations avec les nerfs optiques dont elles sont les vrais noyaux d'origine, ne sauraient nous laisser le moindre doute à cet égard.

Les nerfs optiques naissent bien de ces lobes comme vous pouvez le voir. Ils proviennent des fibres blanches qui forment la couche superficielle des parois de ces lobes. Une couche de substance grise, située entre cette couche blanche superficielle et la couche blanche profonde constituée par les irradiations pédonculaires qui émanent des *tori semi-circulares*, complète la structure de ces parois.

En arrière des lobes optiques, toujours sur la face supérieure, nous voyons le *cervelet*. Il offre la forme d'un mamelon grisâtre, à sommet postérieur, adhérent par sa base en avant, libre en arrière. On reconnaît sur sa face supérieure un sillon médian antéro-postérieur. Lorsqu'on examine le cervelet sur une coupe médiane antéro-postérieure de l'encéphale, on constate qu'il est constitué par une masse bien plus allongée qu'elle ne le paraissait sur l'encéphale intact, masse qui est repliée sur elle-même d'arrière en avant et de haut en bas, de telle sorte que le sommet du cervelet, tel qu'on le voit avant toute préparation, n'est que le sommet du pli de la lame épaisse de substance nerveuse qui forme cette partie de l'encéphale.

Enfin, tout à fait en arrière, au-dessous du cervelet et sur

les côtés de la moelle allongée, vous pouvez voir, sur la face supérieure de celle-ci, des renflements grisâtres de forme et de dispositions toutes particulières. Ce sont les *lobes supérieurs de la moelle allongée*, lesquels ne sont autre chose que les noyaux d'origine de certains nerfs crâniens, entre autres des nerfs trijumeaux et pneumogastriques. Ces foyers d'origines nerveuses, inclus dans les parties centrales du bulbe rachidien chez les Vertébrés supérieurs, sont devenus ici extérieurs.

Si nous considérons maintenant l'encéphale des Poissons par sa face inférieure, nous voyons la face inférieure des lobes cérébraux, puis les nerfs optiques qui, au lieu de présenter un chiasma, une décussation fasciculée comme chez les animaux supérieurs, ne font ici que se croiser en se superposant. En arrière des nerfs optiques, vous apercevez un petit renflement grisâtre et globuleux, supporté par un pédicule assez court, grisâtre aussi, qui vient se fixer à la base de l'encéphale, entre deux renflements dont nous allons parler. Ce corps est le *corps pituitaire,* et le pédicule qui le soutient est la *tige pituitaire.* De chaque côté de la tige pituitaire, se trouvent deux renflements volumineux, que leur position a fait désigner par quelques auteurs sous le nom de tubercules mamillaires. Mais ces corps, si remarquables par leur volume relativement considérable, ne sont évidemment pas les analogues des tubercules mamillaires des Vertébrés supérieurs. Ils sont creux, leur cavité paraît communiquer avec l'infundibulum ; et l'on ne sait pas encore s'ils correspondent à des parties existant chez les autres Vertébrés (1).

(1) La cavité de ces renflements est très-petite chez les Poissons osseux, du moins chez ceux dont nous avons examiné l'encéphale. Chez la Carpe,

Pour terminer cette description abrégée, disons que l'encéphale des Poissons présente des *commissures* assez nombreuses. J'ai déjà indiqué la commissure qui unit l'un à l'autre les deux lobes cérébraux, et la commissure qui se voit sur le plancher de la cavité des lobes optiques. On trouve encore une commissure transversale en avant des lobes inférieurs de la moelle allongée, en arrière du croisement des nerfs optiques, c'est la commissure transverse,

par exemple, chacun des renflements est creusé d'une cavité très-étroite, allongée d'avant en arrière, et un peu courbée dans ce sens en forme d'S. Il paraît y avoir un canal transversal, extrêmement grêle, allant du conduit infundibulaire à la partie antérieure de ces sortes de ventricules.

Les lobes inférieurs de la moelle allongée ont été considérés par M. Natalis Guillot comme représentant les couches optiques des Vertébrés supérieurs (*Exposition anatomique de l'organisation du centre nerveux dans les quatres classes d'animaux Vertébrés*, Paris, 1844, pl. II). Tout récemment, M. Hollard a cru pouvoir y reconnaître les corps striés de ces mêmes Vertébrés (*Acad. des Sciences*, 1865). Ces déterminations ne me paraissent nullement fondées. D'abord elles supposent un déplacement bien considérable des couches optiques ou des corps striés chez les Poissons. Puis elles ne tiennent aucun compte des cavités qui se trouvent dans ces renflements inférieurs de la moelle allongée. Ces cavités, il est vrai, n'existent pas chez certains Sélaciens, la Raie, par exemple ; mais, chez d'autres animaux de cette même sous-classe, chez la Roussette, entre autres, ces cavités deviennent très-grandes, et enfin, chez l'Ange, les renflements tout entiers sont transformés en sacs vasculaires. La connaissance de ces particularités n'aurait-elle pas détourné les auteurs, que nous venons de citer, de la manière de voir qu'ils ont émise. M. Hollard invoque surtout, comme argument à l'appui de son opinion, les rapports des pédoncules cérébraux avec ces renflements. Le faisceau blanc de ces pédoncules proviendrait de ces masses nerveuses. N'est-ce pas attacher trop d'importance à un caractère anatomique isolé ? Et d'ailleurs, ce caractère existe-t-il en réalité. Chaque pédoncule cérébral est composé d'un faisceau blanc très-distinct et d'un amas plus ou moins épais de substance grise, situé en de-

ou commissure de Haller (1) ; et l'on en trouve une autre, non moins évidente, en arrière de ces mêmes lobes (tubercules mamillaires de quelques auteurs) : c'est la commissure en anse (*commissura ansulata*) de Gottsche. En réalité, il n'y a pas là de fibres en anse, ou, du moins, s'il en existe, elles sont peu nombreuses. Dans une note communiquée à la Société philomathique, nous avons démontré, M. Philipeaux et moi, qu'il y a là un entrecroisement très-remar-

dans de ce faisceau et traversé par quelques stries blanches. J'ai suivi le faisceau blanc au travers du renflement inférieur correspondant : cette dissection, qui est assez difficile, m'a permis de constater que la plupart des fascicules qui constituent ce faisceau ne font que traverser le renflement en question, et viennent en définitive des parties blanches de la moelle allongée. Peut-être même le faisceau a-t-il tout entier cette origine. Une autre considération parle dans le même sens que le résultat de cette dissection. C'est que, chez les Mammifères, les fibres qui naissent des corps striés, pour se rendre dans l'écorce grise des hémisphères cérébraux, ne sont plus excitables, et qu'on peut les couper ou les dilacérer sans déterminer de convulsions ; tandis que chez les Poissons osseux (*Carpe*, *Barbillon*, *Gardon*, etc.), la section des pédoncules qui vont des renflements inférieurs de la moelle allongée aux lobes cérébraux provoque invariablement une convulsion générale plus ou moins violente.

Pourquoi, du reste, ces rapprochements forcés ? Quelle nécessité y a-t-il à ce que les couches optiques et les corps striés existent chez les Poissons? Dans l'état actuel de nos connaissances physiologiques sur ces masses nerveuses, qui pourrait répondre d'une façon satisfaisante à cette question?

(1) Cette commissure existe, d'après Gottsche, chez les Oiseaux et les Reptiles. Chez certains Mammifères, elle existe aussi. Ainsi, j'ai vu chez le Rat, à la base du chiasma, au devant du *tuber cinereum*, une bandelette blanche, transversale, qui se confond en partie avec le chiasma et qui représente sans doute la commissure de Haller. Ne peut-on pas considérer aussi comme des rudiments de cette commissure les fibres qui forment des anses à la partie postérieure du chiasma de l'Homme et des Mammifères supérieurs, et qui vont ainsi d'une des bandelettes optiques à l'autre?

quable d'un certain nombre de fibres des faisceaux du bulbe rachidien ; et c'est la direction des fibres, au niveau de la décussation, qui donne lieu à l'apparence d'une arcade à piliers très-rapprochés. Il y a d'ailleurs en ce même point une commissure véritable, constituée par des fibres nerveuses transversales, formant un faisceau plus ou moins compacte, suivant les genres de Poissons. On voit un autre entrecroisement au niveau du sillon médian antéro-postérieur de la face inférieure du bulbe, à une petite distance en arrière du bord postérieur des prétendus tubercules mamillaires. C'est l'analogue de l'entrecroisement des pyramides antérieures de l'Homme (pyramides inférieures des autres Mammifères). On trouve encore des fibres commissurales formant des bandelettes plus ou moins distinctes, sur le plancher du quatrième ventricule.

Il y a enfin des *ventricules encéphaliques*. On trouve parfois des rudiments de ventricules latéraux dans les lobes cérébraux ; puis il y a dans les lobes optiques un vaste ventricule qui n'est autre chose qu'un développement considérable de l'aqueduc de Sylvius; et, au-dessous du cervelet se montre un quatrième ventricule, bordé et quelquefois même recouvert (comme chez la Carpe) par les renflements de la moelle allongée.

Le type dont je viens d'esquisser la description, offre des variations plus ou moins prononcées chez les représentants des autres groupes de Poissons osseux. Je ne puis, faute de temps, vous mentionner toutes ces variations. Les principales consistent d'ailleurs : 1° dans la disparition plus ou moins complète, chez beaucoup de Poissons, des processus olfactifs, de telle sorte que les lobules olfactifs sont tout à fait en contact avec les lobes cérébraux (*Perche*,

Brochet, *Saumon*, etc.) (1); 2° dans l'apparence extérieure du cervelet, lequel est lisse, ou à peu près, chez la Carpe et la plupart des Poissons osseux, tandis que, chez quelques autres, il offre à sa surface des sillons parfois bien marqués, transversaux, parallèles, qui divisent sa couche corticale en sortes de lamelles assez analogues aux lamelles du cervelet chez les Vertébrés supérieurs, surtout à celles du cervelet des Oiseaux (*Maquereau*, *Echeneis*, *Vieille de mer*, *Muge*); 3° enfin, dans le développement plus ou moins grand des lobes latéro-postérieurs de la moelle allongée. Ces lobes, si volumineux chez la Carpe (2), se réduisent chez beaucoup de Poissons à des lamelles grises assez minces qui bordent latéralement les parties postérieures du quatrième ventricule (*Brochet*, *Pleuronectes*, par exemple). Chez d'autres Poissons, chez les *Trigles*, ils sont encore plus développés que chez la Carpe, et ils forment sur la moelle allongée une série de cinq ou six renflements de chaque côté, accolés sur la ligne médiane.

B. *Encéphale des Sturioniens.* — L'encéphale de l'*Estur-*

(1) Plusieurs auteurs ont admis chez l'Anguille l'existence de quatre tubercules olfactifs formant deux paires placées l'une derrière l'autre : nous n'avons jamais trouvé, soit sur l'Anguille (*Murœna Anguilla*), soit sur le Congre (*Murœna Conger*), qu'une seule paire de lobules olfactifs, comme chez les autres Poissons osseux.

(2) Chez la Carpe, ces renflements sont au nombre de cinq. Deux d'entre eux sont placés sur les côtés de la moelle allongée et sont visibles sans préparation : pour voir les trois autres, il faut soulever ou exciser le cervelet. On aperçoit alors ces trois renflements, dont deux sont antérieurs, accolés l'un à l'autre sur la ligne médiane, et dont le troisième est médian, contigu aux deux précédents. Ce dernier renflement offre même un très-léger sillon antéro-postérieur, lequel indique la réunion de deux masses latérales en une seule.

geon, sous bien des rapports, pourrait former la transition entre l'encéphale des Poissons osseux et celui des Sélaciens. On y reconnaît facilement les parties que nous avons énumérées chez les Poissons osseux. Il y a, à la partie antérieure de l'encéphale, deux renflements : ce sont les lobules olfactifs qui sont ici rapprochés du cerveau proprement dit, comme chez beaucoup de Poissons osseux. En arrière de ces lobules se voit le cerveau proprement dit, dont les deux lobes, au lieu d'être tout à fait disjoints et reliés seulement l'un à l'autre par une commissure blanche et grêle, sont réunis l'un à l'autre dans une grande partie de leurs faces latérales juxtaposées, mais ne sont pas cependant entièrement confondus en un seul renflement, comme ils le sont chez les Sélaciens.

Derrière le cerveau proprement dit, nous apercevons les lobes optiques ou tubercules bijumeaux, dont la cavité contient des renflements analogues aux tubercules médians que présente la cavité de ces tubercules chez les Poissons osseux. Mais ces renflements, qui se continuent en arrière avec le cervelet, ne paraîssent pas recevoir par leur base, comme chez les Poissons osseux, un faisceau particulier, émané de l'isthme de l'encéphale.

Le cervelet, qui fait suite aux lobes optiques, est certainement la partie la plus modifiée chez ces Poissons. Ce que beaucoup d'auteurs décrivent comme le cervelet chez ces Poissons n'est autre chose qu'une pelote de graisse traversée par quelques fibres nerveuses. Lorsqu'on a enlevé cet amas graisseux, on reconnaît que le cervelet n'existe pour ainsi dire pas ; il n'est représenté que par de petits mamelons de substance nerveuse grise, supportés par des prolongements transversaux des renflements latéro-

postérieurs de la moelle allongée. Ces petits mamelons n'ont aucune analogie avec le cervelet des Poissons osseux : on ne trouve leurs analogues que chez les Sélaciens ; car chez ces Poissons, au-dessous du véritable cervelet, on aperçoit de petits mamelons, reliés de même aux lames latérales de substance grise de la moelle allongée, et accolés aussi sur la ligne médiane. En un mot, enlevez le cervelet sur l'encéphale d'une Raie, et vous aurez sous les yeux des renflements qui se rapprochent beaucoup de ceux qui, chez l'Esturgeon, se voient sous la masse graisseuse prise à tort pour un cervelet.

Il y a un quatrième ventricule vaste, de forme triangulaire, à sommet postérieur, à base antérieure. Il est comme encadré par les renflements latéro-postérieurs de la moelle allongée : ces renflements, sous forme de bourrelets, se rapprochent l'un de l'autre en arrière, à l'angle postérieur du ventricule ; et, en avant, ils envoient transversalement vers la ligne médiane les prolongements qui portent les mamelons de substance grise, seuls vestiges, et vestiges bien incomplets, du cervelet des autres Poissons.

Enfin, à la base de l'encéphale, se trouve un volumineux corps pituitaire, appliqué par une courte tige pituitaire snr l'intervalle des renflements inférieurs de la moelle allongée. Ces renflements sont creusés chacun d'une grande cavité. Les deux cavités communiquent largement l'une avec l'autre et communiquent aussi avec le conduit infundibulaire.

C. *Encéphale des Sélaciens.* — Chez ces Poissons, les *lobules* ou *bulbes olfactifs*, qui ont un volume considérable, sont reliés au cerveau proprement dit par des processus dont la longueur est très-variable. Tantôt ces processus

sont très-longs comme chez la *Raie*, l'*Ange*, la *Torpille ;* tantôt ils ont une longueur moindre, comme chez le *Squale-nez;* tantôt enfin, ils sont très-courts et les bulbes olfactifs sont presque sessiles, comme chez l'*Aiguillat*, l'*Émissole*, les *Roussettes*.

Les *lobes cérébraux*, chez les Sélaciens, sont soudés l'un à l'autre sur la ligne médiane, et forment une seule masse, de forme triangulaire, à base antérieure : sur la surface supérieure de cette masse se dessinent souvent des dépressions plus ou moins accusées, circonscrivant ainsi des circonvolutions très-rudimentaires.

Les *lobes optiques*, qui suivent d'avant en arrière le cerveau proprement dit, ne sont pas ici en rapport, en avant, avec une glande pinéale véritable. On voit seulement, entre ces lobes et le cerveau, les pédoncules cérébraux, séparés par une gouttière que les membranes encéphaliques transforment en une sorte de canal, et qui sont recouverts, près des lobes optiques, par les racines des nerfs optiques. Ces racines, formant une sorte de croissant, à bord convexe antérieur, sur chaque pédoncule cérébral, ont été prises par plusieurs anatomistes pour des *couches optiques*. Inutile d'insister pour démontrer que c'était là une erreur des plus complètes.

Les lobes optiques ne contiennent aucun des renflements dont nous avons constaté l'existence chez les Poissons osseux.

Le *cervelet* est séparé des lobes optiques par l'origine des nerfs pathétiques. Cette partie est celle qui varie le plus chez les Sélaciens. Le cervelet est d'ailleurs toujours d'un volume assez considérable. Chez la *Raie,* il a la forme d'une sorte de losange allongé d'avant en arrière, à angles mousses.

Il offre un sillon crucial qui semble le partager en quatre parties. Seul, le sillon antéro-postérieur pénètre dans toute l'épaisseur de l'organe et le divise réellement en deux moitiés latérales. D'autres dépressions se voient encore sur la face supérieure du cervelet. On trouve une configuration analogue chez l'Aiguillat (*Squalus acanthias*) et la Torpille; mais les dépressions sont moins nombreuses et moins étendues, et le cervelet d'ailleurs est moins volumineux, surtout chez le dernier de ces Poissons. Le cervelet reprend la forme d'un mamelon (forme presque constante dans la classe des Poissons osseux) chez l'Ange (*Sqûatina angelus*). La forme change d'une autre façon chez l'Émissole (*Squalus mustelus*); là, le cervelet présente en avant des dépressions profondes transversales, partageant sa partie antérieure en grosses lames transversales parallèles. Le tiers postérieur du cervelet offre bien encore des dépressions dans le même sens, mais elles ne sont pas aussi régulièrement disposées. La division en lames transversales acquiert tout son développement dans les genres qui se rapprochent le plus de celui du Requin, et chez le Requin lui-même (*Squalus carcharias*). Voici des encéphales de Squale-renard (*Squalus vulpes*) et de Squale-nez (*Squalus cornubicus*). Vous pouvez voir combien est prononcée la division du cervelet en lames transversales.

Les *renflements postéro-latéraux* de la moelle allongée sont ici sous forme de bourrelets ou de lames de substance grise, de configuration plus ou moins compliquée, bordant de chaque côté le quatrième ventricule, et se réunissant transversalement au-dessous du cervelet, en donnant naissance à leur point de rencontre à deux ou quatre mamelons analogues à ceux que nous avons trouvés chez l'Estur-

geon. Ces renflements sont en grande partie les foyers d'origine des nerfs trijumeaux et pneumogastriques. Une de leurs parties acquiert un développement très-considérable chez la Torpille, et la rencontre sur la ligne médiane des deux parties latérales ainsi développées forme le lobe électrique de ces animaux, lobe qui a, en général, une légère teinte jaunâtre.

A la face inférieure de l'encéphale, nous voyons les nerfs optiques qui présentent, contrairement à ce que nous avons vu chez les Poissons osseux, un véritable *chiasma*. En arrière du chiasma se trouvent les deux renflements arrondis, un peu allongés d'avant en arrière, et qui ont été à tort désignés sous le nom de *tubercules mamillaires*. Ces renflements sont pleins chez la Raie et creusés, chez d'autres Sélaciens, l'Emissole, par exemple, d'une grande cavité qui communique avec le canal de l'infundibulum. Et entre ces renflements est l'ouverture extérieure de l'infundibulum sur laquelle s'adapte la *tige pituitaire*, laquelle est en rapport avec un *corps pituitaire* de figure compliquée et d'un volume considérable. La cavité des lobes inférieurs de la moelle allongée communique avec le canal infundibulaire.

Chez la plupart des Sélaciens, on trouve en arrière des prétendus tubercules mamillaires, un peu latéralement, deux sacs membraneux extrêmement vasculaires, offrant par suite une coloration rouge très-vive. Chez l'Ange, les renflements inférieurs de la moelle allongée paraissent manquer complétement, et ils sont remplacés par une grande bourse vasculaire, arrondie, qui est en rapport par son milieu avec le lobe postérieur du corps pituitaire. Ce lobe est d'ailleurs lui-même transformé en une sorte de sac

vasculaire offrant une coloration un peu différente de celle de la bourse vasculaire qui le recouvre. On rencontre aussi chez certains Sélaciens, chez l'Aguillat, par exemple, deux autres sacs vasculaires analogues, situés sur les parties latérales et postérieures du cervelet, paraissant avoir leur pédicule entre le cervelet et les lames grises latérales de la moelle allongée.

D. *Encéphale des Cyclostomes.* — Chez la Lamproie (*Petromyzon marinus*), que nous prendrons comme type, l'encéphale se rapproche de celui des Poissons envisagés en général ; mais il offre un certain nombre de caractères particuliers sur lesquels je ne puis insister. Il est extrêmement difficile de s'assurer s'il y a, oui ou non, des lobules olfactifs.

Le cerveau proprement dit est constitué par deux lobes séparés l'un de l'autre, mais reliés probablement par une commissure blanche. Le cerveau est séparé des lobes optiques par un intervalle assez long dans lequel s'aperçoivent les pédoncules cérébraux, contournés à leur partie postérieure par les nerfs optiques.

Puis viennent les lobes optiques, formés chacun d'une mince coque hémisphérique contenant un renflement blanchâtre. Les renflements se réunissent l'un à l'autre sur la ligne médiane et peuvent se voir en cet endroit sans préparation, parce que les coques des lobes optiques restent écartées l'une de l'autre à ce niveau. En arrière des lobes optiques naissent les nerfs pathétiques qui les séparent du cervelet. Or, ce cervelet est ici encore plus rudimentaire s'il est possible que l'Esturgeon. Les lames latérales du quatrième ventricule qui sont très-minces, viennent à la rencontre l'une de l'autre en arrière des lobes optiques, et s'unissent sur la ligne médiane sans offrir le moindre ren-

flement. Ce cervelet représente parfaitement la première période du développement du cervelet chez les Vertébrés supérieurs. C'est ce dont vous pouvez bien vous rendre compte, en examinant cet embryon de poulet âgé de cinq jours. A la base de l'encéphale de la Lamproie, on ne voit rien qui représente les lobes inférieurs de la moelle allongée.

— Telle est, faite d'une façon très-sommaire, la description anatomique de l'encéphale des Poissons. Je n'ajouterai que quelques mots, relativement à la structure des diverses parties de l'encéphale, étudiée surtout chez les Poissons osseux. Lorsqu'on examine des tranches minces d'un lobe cérébral de la Carpe, on est frappé immédiatement de la quantité considérable de vaisseaux qui s'y trouvent. Ces vaisseaux, capillaires pour la plupart, forment des réseaux assez réguliers. Je n'ai pas pu distinguer autour de ces vaisseaux la gaîne lymphatique de M. Ch. Robin. Le tissu des lobes cérébraux est constitué par une matière amorphe, transparente, très-finement grenue, au milieu de laquelle se voient de nombreuses cellules ayant 10 à 12 millièmes de millimètre de diamètre. Ces cellules sont fusiformes et très-courtes, ou bien triangulaires, ou même quadrangulaires; on distingue les deux, trois ou quatre pôles qui en naissent. Elles contiennent chacune un noyau qui a 5 à 7 millièmes de millimètre de diamètre et un petit nucléole brillant. Lorsque le tissu est examiné à l'état entièrement frais, les cellules sont transparentes, et le noyau, qui est très-transparent aussi, ne s'aperçoit qu'avec une certaine difficulté. Si l'examen est pratiqué sur un encéphale qui a subi une macération dans l'alcool pendant vingt-quatre heures, les

cellules sont devenues un peu granuleuses, et le noyau qui n'a pas subi la même modification, au même degré, se distingue plus aisément. De plus, les cellules semblent être revenues sur elles-mêmes, et plusieurs d'entre elles se trouvent ainsi au milieu d'une lacune qu'elles remplissaient sans doute complètement, à l'état frais.

La paroi des lobes optiques nous a montré des vaisseaux moins nombreux que dans le cerveau proprement dit, des tubes nerveux, une quantité considérable de matière amorphe granuleuse avec petits noyaux rares, disséminés, et des cellules nerveuses peu nombreuses, multipolaires, munies d'un noyau contenant un nucléole, et à peu près de la même dimension que celles du cerveau proprement dit.

Le cervelet présente une couche corticale et une masse centrale. Celle-ci est constituée par une substance médullaire remplie d'innombrables petits noyaux tout à fait analogues à ceux qui forment la lame rouillée de l'écorce cérébelleuse des Mammifères. Quant à la couche corticale du cervelet des Poissons osseux, elle offre, comme éléments remarquables, d'assez grandes cellules situées dans sa région profonde, près de la masse médullaire, et rappelant par cette situation, plus que par leur forme, les grandes cellules de l'écorce grise du cervelet des Mammifères. Il y a dans le cervelet de nombreux vaisseaux, capillaires en général, qui viennent former des anses au niveau de la surface de l'organe.

Les renflements intérieurs des lobes optiques sont constitués par une couche corticale qui offre la même structure que la partie centrale du cervelet, c'est-à-dire qu'elle contient d'innombrables petits noyaux tout à fait semblables à

ceux du cervelet intercalés dans une substance amorphe, finement grenue. Quant à leur partie centrale, elle est formée de la même substance, contenant encore quelques très-rares noyaux semblables à ceux de l'écorce, et des cellules nerveuses tripolaires ou quadripolaires, analogues à celles du cerveau.

L'analogie de structure qui existe entre la couche corticale de ces renflements et la partie centrale du cervelet mérite d'être remarquée. Si l'on considère, d'autre part, que ces renflements sont étroitement unis avec le cervelet ; que même, sur des coupes appropriées à cette recherche, on voit leur couche corticale se continuer sans interruption avec la partie centrale du cervelet, et enfin que, chez le Maquereau, la portion la plus interne de ces renflements est divisée superficiellement en lamelles transversales, comme le cervelet de ce Poisson, on sera conduit à rattacher ces renflements, au moins en grande partie, au système du cervelet.

Les lobes latéraux postérieurs de la moelle n'offrent aucun caractère remarquable de structure à signaler d'une façon particulière. Substance amorphe, cellules nerveuses, fibres nerveuses, vaisseaux, tels sont les éléments qui les constituent. Chez certains Poissons, il y a des plus un certain nombre de petits noyaux analogues ou même semblables à ceux du cervelet.

Quant aux lobes inférieurs de la moelle allongée (corps mamillaires de quelques auteurs), on y trouve aussi, chez la Carpe, non-seulement de la substance amorphe et des noyaux de substance conjonctive, mais encore de véritables cellules nerveuses allongées, bipolaires ou tripolaires en général, et assez petites pour la plupart.

Chez la Torpille, les lobes électriques contiennent les grandes cellules multipolaires décrites par R. Wagner. Ces cellules ont en moyenne 0,112 de diamètre dans leur plus grande dimension, et 0,080 dans la plus petite. Elles sont munies d'un noyau peu volumineux relativement, contenant un nucléole. J'ai vu de ces cellules qui avaient plus de 6 pôles, dont plusieurs se divisaient à une petite distance de la cellule.

Je tenais à vous faire une description sommaire de l'encéphale des Poissons, parce qu'il s'agit là d'un point encore bien controversé de l'anatomie comparée du cerveau. Or, les recherches que nous avons faites, M. Philipeaux et moi, sur un nombre très-considérable d'espèces de Poissons, nous ont conduits définitivement aux résultats que je viens de vous indiquer. Et ces résultats, je ne crains pas de le dire, sont incontestables. Je puis d'autant plus l'affirmer, que nos premières études, faute d'une comparaison assez étendue, nous avaient conduits à des conclusions bien différentes de celles-ci. Les propositions qui résumaient notre premier travail ont été publiées il y a douze ans, et depuis lors, nous avons constamment poursuivi nos investigations. Notre conviction est bien établie aujourd'hui ; la description que nous avons donnée nous paraît la représentation exacte et définitive de la réalité.

Avant de passer à la physiologie du myélencéphale des Poissons, disons un mot du grand sympathique chez ces animaux. Il n'existerait pas, paraît-il, chez les Cyclostomes, au dire de Müller, Schlemm, Dalton et Stannius, et il a été bien peu étudié chez les Chondroptérygiens. Chez les

Poissons osseux, il y a des ganglions assez volumineux, avec une disposition plus ou moins analogue à celle du grand sympathique des autres Vertébrés. Quelquefois on ne trouve pas un des ganglions d'un côté, surtout dans la région antérieure de l'animal; alors la distribution des nerfs sympathiques de ce côté est faite par le ganglion du côté opposé: c'est ce que vous pouvez voir, par exemple, sur cette préparation faite sur un Congre (*Muræna conger*). Il me paraît certain que l'ablation du ganglion cervical supérieur produirait des effets analogues à ceux qu'il détermine chez les Mammifères, car ce ganglion fournit des nerfs vaso-moteurs destinés aux vaisseaux de la tête, et, en même temps, il donne naissance à des filets nerveux ciliaires.

Chez le Poisson-lune, dont la moelle épinière se termine dans la cavité crânienne, le grand sympathique abdominal et caudal prend un développement très-considérable, comme je l'ai indiqué dans une note communiquée à la Société philomathique (1).

Physiologie. — Un des faits les plus remarquables de l'étude du système nerveux des Poissons, au point de vue physiologique, c'est la petitesse relative de l'encéphale, et surtout la réduction énorme du cerveau proprement dit, coïncidant avec une intelligence des plus restreintes.

(1) Lorsque j'ai fait une communication à la Société philomathique sur le grand sympathique du Poisson-lune, j'exprimais le regret de n'avoir pas pu examiner comparativement la Baudroie à ce point de vue, à cause de l'analogie qu'elle présente avec ce Poisson sous le rapport du peu de longueur de la moelle épinière. J'ai eu depuis lors une Baudroie à ma disposition, et j'ai constaté que le grand sympathique abdominal et caudal, loin de ressembler à celui du Poisson-lune, est tout aussi peu développé que celui des Poissons osseux ordinaires.

Y a-t-il chez les Poissons, comme chez les Vertébrés supérieurs, entrecroisement d'un certain nombre des éléments de la moelle allongée? Les expériences ne nous apprennent pas grand' chose à ce sujet. L'excitation d'un des lobes optiques détermine des secousses et des convulsions des deux côtés, convulsions plus marquées du côté excité; mais il y a une réaction générale de douleur, et il est difficile de déterminer si le mouvement du côté opposé ne fait pas partie de cette réaction générale. L'anatomie toutefois ne saurait nous laisser de doutes sur l'existence de relations croisées entre l'encéphale et la moelle épinière. Vous vous rappelez ce que je vous ai dit il y a quelques instants: il y a au moins deux entrecroisements au niveau des faisceaux de la moelle allongée, et, par conséquent, il est bien certain que les excitations qui portent sur certaines régions de l'encéphale doivent se transmettre d'une façon croisée, du moins en partie.

Nous allons maintenant examiner les résultats des lésions ou de l'ablation des divers renflements encéphaliques, résultats déjà indiqués bien nettement par M. Flourens. Une simple blessure des lobes cérébraux ne produit aucun trouble appréciable. L'ablation des deux lobes cérébraux détermine au contraire une modification très-manifeste dans la locomotion de l'animal, en abolissant les actes volontaires. Je n'insiste pas sur les conséquences de cette opération; je vous en ai parlé dans une autre leçon. Je n'ajouterai qu'un mot, c'est qu'on observe un mouvement convulsif plus ou moins fort, au moment où l'on coupe les pédoncules cérébraux.

L'ablation d'un lobe bijumeau abolit la vue du côté opposé. Lorsqu'on lèse les parties superficielles d'un lobe

bijumeau, on ne provoque aucun trouble des mouvements, tandis qu'il y a des convulsions momentanées et une perturbation plus ou moins durable de la locomotion, lorsqu'on blesse les parties profondes. Voici un Poisson ainsi opéré. Dans ce cas, on observe des mouvements de rotation ; l'animal circonscrit sans cesse un cercle d'un court rayon. Comme nous l'avons indiqué, et comme l'a montré aussi M. Baudelot, les lésions de ce genre déterminent chez les Poissons, tantôt un mouvement en manége, tantôt un mouvement autour de l'axe longitudinal, ou bien encore un mouvement combiné, formé pour ainsi dire de ces deux mouvements.

Les blessures du cervelet ne produisent, ainsi que vous le voyez, aucun effet appréciable. Quelquefois on observe des mouvements déréglés ; ils sont dus à des lésions des parties sous-jacentes. D'ailleurs le grand développement du cervelet semblerait indiquer qu'il a des fonctions spéciales chez les Poissons ; mais on ne sait pas encore quelles peuvent être ces fonctions.

Voyons maintenant les effets des lésions des lobes supéro-postérieurs. Sur cette Carpe, je détruis avec une pince anatomique le lobe supéro-postérieur du côté gauche. Il y a eu, au moment où j'écrasais ce lobe, un fort mouvement convulsif : vous voyez l'animal remis dans l'eau s'agiter, tourner sur lui-même, et, de plus, on remarque une abolition du mouvement de l'opercule du côté correspondant.

Enfin, la section du nœud vital qui se trouve, chez les Poissons, à peu près au niveau de la limite postérieure du cervelet, produit un arrêt immédiat de tous les mouvements généraux, aussi bien que de ceux des opercules et des parois buccales. Je fais l'expérience sur cette autre Carpe

dont on a mis l'encéphale à découvert, comme dans les expériences précédentes. Il y a un violent mouvement spasmodique au moment de l'opération. Je remets le Poisson dans l'eau : le voilà immobile, en état de mort apparente, et bientôt cet état va être remplacé par la mort réelle, à cause de l'abolition de l'hématose branchiale.

Avant de terminer, je veux vous montrer l'action d'un poison particulier sur quelques Poissons. Je veux parler de la cyclamine, que l'on obtient d'une plante de la famille des Lysimachiées (*Cyclamen europœum* ou Pain-de-Pourceau). Les pêcheurs de la baie de Naples en connaissent fort bien les effets. Ils répandent à la mer de la décoction de Cyclamen et le lendemain ils viennent ramasser les Poissons que ce poison a tués. Ce poison, du reste, n'altère en rien les propriétés comestibles des Poissons. Je fais l'expérience sur les Poissons et les têtards de Grenouilles placés devant vous : vous allez les voir mourir dans quelques instants. On avait cru pouvoir conclure de quelques expériences faites à l'aide de cette substance, qu'elle exerce une action spéciale sur le système nerveux, et dans une note communiquée à la Société de biologie j'ai démontré, je crois, qu'il n'en est rien. Vous allez reconnaître avec moi, en examinant ces animaux dans quelques minutes, que la cyclamine agit primitivement sur la peau et sur les branchies de l'animal comme vésicant. Vous verrez que la peau se recouvre de débris de l'épiderme soulevé et que les branchies sont de même revêtues de pellicules épithéliales accumulées et gonflées par l'eau. La peau et les branchies ne peuvent plus servir à la respiration, et c'est là probablement le mécanisme de l'influence léthifère de cette matière toxique.

TRENTE-CINQUIÈME LEÇON.

25 août 1864.

PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX DES BATRACIENS ET DES REPTILES.

Notions sommaires d'anatomie. — Physiologie. — Grand sympathique. — Moelle épinière et encéphale. — Influence du bulbe rachidien sur les mouvements du cœur. — Etude physiologique de la commotion cérébrale. — Le système nerveux central exerce-t-il une influence directe sur le développement des embryons ?

Pendant longtemps on a réuni dans une seule classe les Batraciens et les Reptiles. De Blainville proposa de séparer ces deux groupes et d'en faire deux classes distinctes. Des caractères très-importants tirés du développement lui paraissaient légitimer cette innovation. Les Batraciens, vous le savez, subissent des métamorphoses, et l'on ne trouve à aucune époque de leur développement le moindre rudiment d'une vésicule allantoïde. Je suis loin de contester l'importance de ces caractères ; cependant j'avoue que je ne suis pas sans conserver quelques doutes sur le sort ultérieur de la classification de De Blainville, acceptée aujourd'hui par la plupart des naturalistes. Je vois tant de simili-

tude entre les Reptiles et les Batraciens considérés dans leur âge adulte, que je regarde, malgré tout, leur séparation comme très-artificielle; et je m'affermis dans cette opinion lorsque j'observe que dans plusieurs classes, par exemple dans la classe des Insectes, dans celle des Crustacés, et même dans celle des Poissons, le développement peut varier, que les métamorphoses peuvent être plus ou moins complètes, sans que pour cela on songe à diviser chacun de ces groupes en deux ou trois classes distinctes. D'ailleurs cette question pour le moment ne doit pas nous arrêter; le temps nous presse, et pour aller plus vite, nous confondrons dans une même étude les Batraciens et les Reptiles.

La *moelle épinière* est semblable à celle des autres Vertébrés, mais elle occupe toute la longueur du canal spinal. Elle varie, du reste, comme dimensions relatives : la moelle des Batraciens anoures (Grenouille, Crapaud, etc.) est beaucoup plus courte et d'un diamètre plus considérable que la moelle des Batraciens urodèles (Salamandres, Tritons), ou que celle des Reptiles ordinaires. Il y a un renflement plus ou moins considérable au niveau de l'origine des nerfs des membres antérieurs, et un autre, au niveau de l'origine de ceux des membres postérieurs. Chez les Ophidiens, on remarque, d'après Carus, un renflement de petites dimensions dans chacun des points d'où se détachent les paires de nerfs. J'ai trouvé cette disposition très-manifeste chez une grande Couleuvre d'Amérique (*Tropidonotus fasciatus*). Chez cette Couleuvre, chacun des renflements est très-limité, et l'aspect de la moelle offre une certaine analogie avec celui d'une tige vertébrale, les renflements rappelant les saillies qui existent au niveau de l'union des corps vertébraux.

Je ne m'arrêterai pas longtemps sur la structure de la moelle épinière; je ne veux vous en dire que quelques mots, en indiquant ses principaux caractères dans deux types : le Caïman et la Grenouille.

Chez le Caïman, comme d'ailleurs chez la plupart des autres Reptiles, la moelle épinière est arrondie à sa face supérieure et légèrement excavée sur sa face inférieure. Sur des tranches minces coupées perpendiculairement à l'axe longitudinale, on distingue facilement les divers détails de structure. On voit dans chaque moitié de la moelle un amas de substance grise, dont la forme ressemble assez à celle des parties latérales de la substance grise de la moelle épinière de l'Homme. Il y a de chaque côté de la ligne médiane, une corne inférieure assez large, limitée par un bord arrondi, et une corne supérieure plus étroite et qui se prolonge presque jusqu'au bord supérieur de la coupe. Les deux amas latéraux de substance grise sont reliés l'un à l'autre par une large commissure grise. Du milieu du bord inférieur de cette commissure part un prolongement qui se dirige vers le sillon inférieur, et se termine, à peu près au milieu de l'espace qui sépare le bord inférieur de la commissure du bord inférieur de la moelle, par une extrémité un peu renflée et arrondie. Le canal médian, qui est tapissé d'épithélium cylindrique, se trouve au milieu de cette extrémité. Dans une moelle qui a 6 millimètres de diamètre transversal et 4 millimètres de diamètre supéro-inférieur, le canal a 6 centièmes de millimètre de diamètre. Au-dessous du canal, dans l'extrémité du prolongement de la substance grise, on voit des fibres qui vont d'une moitié à l'autre en s'entrecroisant, et qui représentent la commissure antérieure. La substance grise

est formée de tissu conjonctif fibrillaire et de matière amorphe, parsemée de noyaux et de corpuscules plasmatiques. On ne trouve de cellules nerveuses bien reconnaissables que dans les cornes inférieures, et elles y sont très-nombreuses. Elles ont des dimensions variées; les plus volumineuses se trouvent dans la partie de ces cornes qui est la plus rapprochée du bord inférieur de la coupe. On voit là des cellules multipolaires offrant souvent plus de six prolongements, et qui sont généralement allongées. Quelques-unes de ces cellules ont 7 centièmes de millimètre de longueur et 3 centièmes de millimètre de largeur. Les cellules diminuent de nombre et de dimensions à partir de ce point ; et, au-dessus du niveau de la commissure grise, on n'en trouve plus qui soient nettement caractérisées. Il n'y a aucune particularité remarquable à signaler dans la substance blanche qui entoure la substance grise et qui est traversée, surtout dans ses parties latérales par des tractus de tissu conjonctif provenant de la substance grise : cependant on peut noter que les faisceaux supérieurs, interposés aux cornes supérieures, sont entremêlés d'une grande quantité de ce même tissu conjonctif.

Chez la Grenouille, que nous prendrons comme type des Batraciens, la substance grise est très-considérable ; elle a une forme comme quadrilatère à angles très-mousses. Sur les tranches minces soumises à l'examen microscopique, on remarque une sorte de raphé qui traverse presque toute l'épaisseur de la moelle, du bord supérieur au bord inférieur, divisant la moelle en deux moitiés latérales. C'est à peu près au milieu de ce raphé que se trouve le canal médian qui est assez grand et allongé de haut en bas. Ce raphé se termine en haut au fond du sillon supérieur, et,

à ce niveau, il y a un trousseau de fibres transversales commissurales : quelques-unes d'entre elles constituent un entrecroisement des plus manifestes. Ici encore, les cellules nerveuses se trouvent surtout dans la partie inférieure de la substance grise, et c'est là qu'elles présentent les plus grandes dimensions. Les grandes cellules forment un groupe de chaque côté dans la partie externe de ce qui peut être considéré comme la corne inférieure : elles sont allongées, en général fusiformes, et elles ont une direction prédominante, oblique de haut en bas et de dehors en dedans. Ces cellules ont de 6 à 7 centièmes de millimètre de longueur. Leur noyau, quelquefois un peu elliptique, a 27 millièmes de millimètre pour le plus grand diamètre, et le nucléole, qui est assez gros et brillant, a 5 millièmes de millimètre de diamètre. Les cellules paraissent le plus souvent n'avoir que deux ou trois pôles ; mais je n'ose affirmer qu'elles n'en aient pas un plus grand nombre. Elles sont en somme très-nombreuses, plus nombreuses, me semble-t-il, que celles de la moelle épinière des Mammifères ; de telle sorte que l'on peut se demander si ce nombre considérable des cellules n'est pas en rapport avec le développement si grand que présente l'action réflexe de la moelle chez les Batraciens. Outre ces cellules, on trouve aussi de très-nombreux noyaux arrondis, d'un centième de millimètre de diamètre, munis d'un petit nucléole, et qui me paraissent appartenir au tissu conjonctif.

La *moelle allongée* n'offre rien de particulier à signaler ; elle présente une direction à peu près rectiligne chez les Batraciens et assez fortement courbée chez les Reptiles, surtout chez les Chéloniens et les Sauriens. Les bords du

quatrième ventricule sont, chez les Chéloniens et les Crocodiliens, surmontés de saillies analogues aux lames latérales ou aux lobes postérieurs qui bordent le quatrième ventricule chez les Poissons. Chez les Reptiles, les saillies formées de substance grise seraient, paraît-il, surtout en rapport avec les nerfs auditifs et représenteraient ainsi les tubercules de Wenzel que l'on rencontre si manifestes chez les Rongeurs.

Le *cervelet* est réduit à ses dimensions les plus petites chez les Batraciens anoures, où il est cependant plus développé que chez la Lamproie : c'est une simple lamelle très-courte, arrondie à son extrémité libre, relevée de bas en haut et appliquée au bord postérieur des lobes optiques. Il est beaucoup moins réduit chez les vrais Reptiles. Encore très-petit, cependant, chez les Ophidiens, il devient assez volumineux chez les Sauriens et surtout les Chéloniens. Chez ceux-ci, il a une forme franchement mamelonnée, mais il conserve encore la disposition d'une lame plus ou moins épaisse. Chez le Caïman à museau de brochet (*Crocodilus lucius*, Cuv.), le cervelet offre des sillons transversaux assez rapprochés l'un de l'autre, indice d'une lamellation commençante, analogue à celle qui se voit chez le Maquereau.

Au devant du cervelet, je vous montre les *lobes optiques* ou tubercules bijumeaux, qui sont en contact sur la ligne médiane. Ils sont creusés l'un et l'autre d'une cavité ; mais en général il n'y a rien dans cette cavité. Chez les Crocodiles, chez les Caïmans, on remarque dans l'intérieur de cette cavité deux saillies qui sont très-distinctes et analogues aux parties que j'ai décrites chez les Poissons. Ces saillies sont reliées au cervelet par une

lame assez mince qui passe au dessous du bord postérieur des lobes optiques. D'après Müller, il y aurait aussi des saillies du même genre chez la Grenouille; mais, comme je vous l'ai dit, je me suis assuré qu'il n'y a aucun renflement particulier dans la cavité des lobes optiques, chez ces animaux. Les lobes optiques sont réunis par une commissure, comme chez les Poissons; et, entre les hémisphères cérébraux et les lobes optiques, on voit la *glande pinéale* qui, chez quelques Chéloniens, la *Chelonia virgata* par exemple, offre un volume assez considérable. On voit aussi, en avant des lobes optiques, des *couches optiques* rudimentaires.

En avant des lobes optiques se voient les *hémisphères cérébraux*. Ils présentent des formes et des dimensions variables : tantôt larges comme chez les Reptiles, tantôt allongés comme chez les Batraciens, et réunis toujours par une commissure antérieure. De plus, chez les Batraciens, les parties antérieures des deux lobes cérébraux se réunissent l'une à l'autre, de façon que la scissure interlobaire antéro-postérieure n'existe plus à ce niveau. Dans les hémisphères cérébraux, on trouve des ventricules latéraux qui contiennent des renflements de couleur grise, quelquefois énormes, que l'on a voulu comparer aux corps striés des Mammifères. Ces renflements se voient bien chez les Lézards, les Chéloniens et les Ophidiens, et présentent plutôt l'aspect de circonvolutions rentrées. Je crois, en effet, que ces saillies intérieures sont analogues aux cornes d'Ammon chez les Mammifères. Chez les Reptiles, d'après Stannius, il y aurait en dedans de ces renflements une autre saillie dans chaque ventricule, une sorte de ganglion surajouté. J'ai cherché en vain cette

disposition chez les Lézards et chez les Tortues grecques.

Enfin, la partie tout à fait antérieure de l'encéphale est constituée par les *lobules olfactifs*. Chez les Batraciens, les Chéloniens et les Crocodiliens, ces lobules sont très-rapprochés des hémisphères. Dans d'autres cas, chez les Ophidiens et surtout chez les Lézards, par exemple, ces lobules sont séparés des hémisphères cérébraux par des bandelettes olfactives plus ou moins longues, disposition qui rappelle celle qui existe chez les Cyprins et les Gadoïdes.

Si nous renversons l'encéphale, nous voyons à la face inférieure le *corps pituitaire* et sa tige: celle-ci communique avec l'infundibulum, lequel vient s'ouvrir entre les couches optiques, dans le troisième ventricule. Chez les Batraciens (Grenouille), le corps pituitaire est plus en arrière que chez les autres Vertébrés; il est placé à la partie postérieure du *tuber cinereum*. En avant, vous pouvez apercevoir l'entrecroisement des nerfs optiques qui est un véritable chiasma, comme chez les Vertébrés supérieurs; derrière le chiasma se trouve une commissure blanche qui représente la commissure de Haller, dont nous avons constaté l'existence chez les Poissons. Il n'y a pas, chez les Reptiles, de renflements analogues, au moins comme situation, aux tubercules mamillaires.

Telle est la description rapide du système nerveux central, description que les notions déjà acquises pendant ce cours m'ont permis de tracer à grands traits. Mais je dois encore vous dire quelques mots d'une autre partie des centres nerveux, car tout le système central ne se borne pas au myélencéphale; il y a encore un système nerveux de la vie organique, celui du grand sympathique, constitué par des nerfs et des ganglions en communication avec le myé-

lencéphale. Bien des auteurs ont dirigé leurs études sur ce point : Bojanus, Swan, Müller, M. Vogt et d'autres anatomistes ont décrit ce département des centres nerveux. Comme plan général, le grand sympathique offre chez ces animaux la même disposition que chez les Vertébrés supérieurs. Je ne veux vous signaler, entre autres différences, qu'une particularité très-remarquable de ce système, que l'on rencontre chez les Sauriens et surtout chez les Crocodiliens. Les ganglions latéraux et leurs connectifs, au niveau de la queue, se rapprochent d'un côté à l'autre, entrent en coalescence et forment un cordon unique muni de ganglions impairs et médians. Chez les Crocodiliens aussi, le cordon fondamental du grand sympathique et les ganglions qu'il porte sont situés de chaque côté de la région cervicale, dans le canal parcouru par l'artère vertébrale.

Physiologie. — Dans le courant des leçons précédentes, à propos de chacune des parties des centres nerveux, j'ai été amené à faire devant vous des expériences sur des Batraciens, ou à vous indiquer les résultats observés sur ces animaux par d'autres expérimentateurs. Aussi puis-je dire que nous avons vu pièce à pièce la physiologie de leur système nerveux central. Permettez-moi de ne pas faire ici le travail qui serait nécessaire pour rapprocher dans une exposition suivie toutes les données que nous avons successivement établies : nous sommes forcés de hâter notre marche, car le terme du cours s'approche.

Les Batraciens (je laisse de côté les Reptiles) sont peut-être de tous les animaux ceux qui ont rendu le plus de services à la physiologie expérimentale, pour les recherches relatives aux fonctions du système nerveux ; et l'on peut sur

eux, spécialement chez la Grenouille, reproduire un grand nombre d'expériences exécutées d'abord sur les Vertébrés supérieurs. Nous avons vu que les effets de l'arrachement du ganglion cervical du grand sympathique, sur la pupille et sur les vaisseaux, pouvaient être obtenus chez la Grenouille. Je mets encore sous vos yeux des Grenouilles ainsi opérées, sur lesquelles vous pouvez voir et la constriction de la pupille, et la dilatation des vaisseaux de la membrane muqueuse de la langue et des parois buccales, du côté correspondant au ganglion arraché.

J'avais dit, lorsque je publiai cette expérience, que le resserrement de la pupille ne s'observe pas immédiatement après l'avulsion du ganglion cervical. M. Liégeois, dans un travail communiqué à la Société de biologie en 1862, rapporta qu'il avait observé ce resserrement pupillaire, aussitôt après l'arrachement de ce ganglion. Et ce physiologiste a tout à fait raison. Les animaux sur lesquels je pratiquais l'opération étaient profondément éthérisés; l'influence de l'éther avait paralysé le système nerveux, et l'arrachement du ganglion cervical ne produisait aucun résultat immédiat. Ce n'est que lorsque les effets de l'éther commençaient à se dissiper, que j'observais la constriction pupillaire, laquelle allait en augmentant jusqu'au moment où l'action de l'éther avait entièrement cessé.

M. Liégeois, après avoir isolé le ganglion cervical de ses relations avec les deux premières paires spinales, ne vit pas se reproduire le rétrécissement de la pupille : ce rétrécissement eut lieu au contraire lorsque, une demi-heure plus tard, il eut arraché le ganglion. Cette expérience semble donc montrer que le ganglion cervical est un centre pour les mouvements de dilatation de la pupille. J'ajoute toute-

fois, d'après mes propres essais expérimentaux, lorsqu'on laisse le ganglion en rapport avec les filets qui vont à l'œil, après avoir coupé les branches qui le font communiquer avec les nerfs spinaux, on observe encore le rétrécissement de la pupille; seulement il se produit plus tardivement qu'après l'arrachement du ganglion : résultat à rapprocher d'un de ceux que M. Cl. Bernard a obtenus dans ses expériences sur le ganglion sous-maxillaire du Chien.

On peut arriver d'une autre façon à reconnaître jusqu'à quel point le ganglion cervical exerce sur les mouvements de l'iris une influence propre, indépendante du centre nerveux cérébro-spinal. J'ai enlevé complétement le myélencéphale; puis j'ai arraché le ganglion cervical d'un côté. Les résultats que j'ai obtenus n'ont pas été absolument constants, ce qui tient probablement, soit à des anomalies du sympathique, soit à ce que l'extirpation du ganglion est plus ou moins complète; mais voici ce qu'on observe le plus souvent. Aussitôt après l'arrachement du ganglion cervical, il se produit une dilatation de la pupille du côté correspondant. Cette dilatation dure souvent plus d'un quart d'heure; puis, peu à peu, la pupille se resserre; et, au bout d'un temps variable, elle est plus étroite que celle du côté opposé. La constriction, une fois produite, peut durer au moins deux ou trois heures. Si on place l'animal dans l'obscurité, les deux pupilles se dilatent; mais celle du côté où le ganglion est arraché se dilate moins que celle du côté opposé ; et, dès qu'on remet l'animal au jour, la pupille du côté de l'arrachement se resserre bien plus rapidement et devient plus étroite que l'autre. On peut répéter ces essais alternatifs un grand nombre de fois, et ils donnent toujours les mêmes résultats. Comment expliquer les résultats suc-

cessifs et inverses qui se manifestent après l'opération, d'abord une dilatation, puis une constriction de la pupille du côté où le ganglion est extirpé? Le voici : lorsqu'on a enlevé le myélencéphale, les ganglions sympathiques, n'ayant plus d'antagonistes, doivent produire un certain degré de dilatation des deux pupilles; on arrache ensuite le ganglion cervical d'un côté, on détermine une certaine irritation des nerfs sympathiques qui en naissent; et, tant que cet état d'excitation persiste, la pupille du côté correspondant doit être plus dilatée que celle du côté opposé : mais l'excitation finit ordinairement par disparaître, et la pupille primitivement dilatée va se resserrer sous l'influence de la lumière (1), tandis que l'autre iris résistera, maintenu par l'action du ganglion cervical non arraché. Il en sera de même lorsque les yeux passeront de l'obscurité à la lumière : dans le cas inverse, l'influence de l'obscurité s'ajoutera à l'effet de l'état comme tonique dans lequel se trouve le grand sympathique cervical intact, et la pupille du côté où le ganglion existe encore devra se dilater plus que celle du côté opposé.

Ces expériences confirment, ce me semble, celles de M. Liégeois, en montrant comme elles, que le ganglion cervical des Grenouilles est un centre d'action indépendant, jusqu'à un certain point, du myélencéphale.

Les Grenouilles se prêtent très-bien aux expériences

(1) Quelquefois la dilatation relative de la pupille du côté du ganglion arraché persiste, et la constriction consécutive ne se manifeste pas, ou bien est à peine reconnaissable : l'excitation produite par l'avulsion du ganglion, dans les filets nerveux qui en naissent, semblerait donc alors durer bien plus longtemps que dans les cas dont je parle.

relatives à la marche des nerfs vaso-moteurs dans les centres nerveux : aussi plusieurs physiologistes, entre autres M. Liégeois, ont-ils cherché, par des expériences variées, instituées sur des Grenouilles, à déterminer le trajet de ces nerfs. J'ai à peine besoin d'ajouter que ces expériences ne sauraient dispenser de recherches faites sur les Vertébrés supérieurs, lorsqu'on veut connaître la disposition des éléments vaso-moteurs dans les centres nerveux et dans les nerfs de ces animaux. Vous savez que des travaux importants ont été faits sur ce sujet par plusieurs physiologistes, entre autres par M. Cl. Bernard et M. Schiff.

M Schiff a aussi institué des expériences extrêmement intéressantes pour étudier l'influence des nerfs vaso-moteurs sur la nutrition des os. Comme j'ai été obligé de laisser de côté presque tout ce qui est relatif à la physiologie du grand sympathique, je n'ai pas pu vous parler de ces expériences, qui ont été faites sur des Grenouilles et sur des Mammifères. Puisque l'occasion s'en présente, je veux vous en dire quelques mots.

M. Schiff coupe sur un Mammifère les nerfs qui animent un des membres, par exemple le nerf sciatique et le nerf crural d'un côté : on laisse vivre l'animal, et, s'il était jeune au moment de l'opération, on reconnaît, au bout de quelques mois, qu'il s'est produit une augmentation plus ou moins considérable du volume des os de la jambe et du pied du côté opéré. On pouvait se demander si l'hypertrophie des os était due bien réellement, dans cette expérience, à la paralysie des nerfs vaso-moteurs, ou si elle n'était pas plutôt la conséquence du repos du membre paralysé. Pour éclaircir ce doute, M. Schiff institue une expérience très-décisive. Il coupe sur un animal le nerf

maxillaire inférieur d'un côté, et ainsi ne paralyse en rien les muscles moteurs de la mâchoire. Du reste, la mâchoire, bien que formée de deux pièces chez un grand nombre de Mammifères, ne constitue, à vrai dire, qu'un os impair au point de vue physiologique, car les deux côtés ne peuvent fonctionner indépendamment l'un de l'autre; on ne pourra donc pas attribuer au repos les effets constatés. Quelque temps après, il sacrifie l'animal et observe alors une augmentation de la grosseur de l'os, du côté correspondant au nerf coupé, avec raréfaction du tissu osseux.

Je puis mettre sous vos yeux le résultat d'une expérience semblable aux premières expériences de M. Schiff. Voici les os de la patte postérieure d'un Chien sur lequel on avait coupé le nerf sciatique et le nerf crural à l'âge de deux mois, et que nous avons sacrifié quatre mois après. Vous voyez cette hypertrophie des os de ce membre, et elle doit vous frapper surtout en comparant ces os à ceux du membre opposé que je mets également sous vos yeux. Les os du membre soumis à l'expérience sont non-seulement hypertrophiés; mais des productions osseuses de nouvelle formation tendent à souder les os du tarse les uns avec les autres.

Il y a eu, sous l'influence de la section des fibres nerveuses vaso-motrices mêlées aux fibres sensitives et motrices du nerf crural et du nerf sciatique, une dilatation des vaisseaux de toutes les parties du membre, des os entre autres, et par suite il y a eu suractivité morbide de la nutrition, et hypergenèse des éléments de tissu osseux (1). On sait d'ailleurs que

(1) M. Schiff, dans la note qu'il a adressée à l'Académie des sciences, n'accepte pas cette explication, parce que la destruction de la moelle dans la région lombaire lui a montré le même effet sur les vaisseaux que la section des nerfs des membres postérieurs, et parce que l'extirpation de

dans d'autres cas, sous la même influence, les phénomènes de nutrition intime peuvent présenter une exaltation et une perturbation telles, qu'il suffit de la moindre cause d'irritation pour qu'il se développe des troubles inflammatoires. C'est ce qu'on voit quelquefois, ainsi que l'a montré M. Cl. Bernard, dans l'œil des animaux chez lesquels on a coupé le cordon cervical du grand sympathique, et dans les plèvres, les poumons ou le péricarde, à la suite de lésions des ganglions thoraciques de ce système.

Avant de quitter le grand sympathique, je veux vous dire encore que j'ai pu, chez les Batraciens, compléter la démonstration d'une proposition que j'avais déduite d'expériences faites sur les Mammifères et les Oiseaux, à savoir, que le curare n'agit que faiblement sur les nerfs du système sympathique. En effet, sur des Grenouilles empoisonnées par le curare, j'ai fait voir que la section des nerfs d'un des membres produit encore la dilatation paralytique des vaisseaux de ce membre, et que l'avulsion du ganglion cervical détermine un rétrécissement très-apparent de la pupille du côté correspondant (1).

Nous avons vu avec quelle netteté se manifestent, chez les Batraciens, les divers phénomènes qui résultent des lésions expérimentales du myélencéphale. Pour ce qui concerne la moelle épinière, nous avons remarqué la similitude qui existe entre les Batraciens et les Vertébrés supérieurs, et nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons déjà dit.

la partie céphalique du sympathique ne détermine aucun résultat du même genre que celui de la section du nerf maxillaire inférieur. Mais ces objections ne me paraissent pas avoir la valeur que M. Schiff leur attribue.

(1) *Bulletins de la Société philomathique*, t. II, 1865, p. 36 et 79 ; et journal l'*Institut*, 1865.

L'étude physiologique de l'encéphale offre aussi la même ressemblance; seulement, comme pour la moelle, certains effets sont plus saillants, à cause de l'indépendance plus prononcée des diverses parties des centres nerveux, et les effets sont bien plus faciles à observer, à cause de la résistance plus grande que présentent ces animaux aux opérations qu'on leur fait subir.

Je répète devant vous des expériences dont vous avez déjà été témoins ; vous voyez que l'ablation des lobes cérébraux détermine chez les Batraciens un état analogue à celui que nous avons observé chez les Mammifères. L'animal, privé de ses hémisphères, reste là immobile, et semble indifférent au monde extérieur. Mais si on le touche, on voit apparaître des mouvements réflexes, ou même des mouvements de locomotion qui cessent d'ailleurs presque aussitôt, l'animal reprenant son immobilité primitive. Je vous ai déjà montré que la Grenouille, privée de ses lobes cérébraux et jetée à l'eau, exécute immédiatement les mouvements les plus coordonnés, les plus normaux, jusqu'au moment où, rencontrant le bord, elle peut se replacer dans son attitude accoutumée. Les expériences faites sur d'autres Vertébrés, sur les Poissons surtout, permettent de penser que chez les Batraciens, après l'ablation du cerveau proprement dit, la vue est encore conservée ; mais elle ne fonctionne plus que pour déterminer des phénomènes sensitivo-moteurs.

L'ablation ou une simple lésion d'un des tubercules optiques détermine, en même temps que l'abolition de la vue dans l'œil du côté opposé, des mouvements de rotation, soit en manége, soit autour du train postérieur, soit encore autour de l'axe longitudinal; et quelquefois la tendance

à ce dernier mouvement de rotation coexiste avec la tendance à l'un des deux autres.

Le point vital n'est pas placé exactement au même endroit chez les Batraciens que chez les Mammifères ; il est situé assez en avant de l'angle du *calamus scriptorius*, au niveau du bord postérieur du cervelet. Si l'on coupe transversalement le bulbe rachidien à ce niveau, immédiatement tous les mouvements sont abolis ; l'animal demeure immobile ; la respiration hyoïdienne est elle-même arrêtée. Seuls les mouvements du cœur persistent ; et, si l'expérience a été faite en hiver, la mort véritable peut se faire attendre plus d'un mois, parce que la respiration cutanée suffit alors à l'hématose, et parce que les tissus de l'animal résistent bien plus longtemps que pendant l'été, aux influences extérieures.

On peut très-facilement instituer sur la moelle allongée des Batraciens l'expérience qui sert à montrer l'influence de cette partie sur les mouvements du cœur. Cette expérience est due à M. Budge et aux frères Weber. Pour en bien comprendre la valeur, il faut savoir combien est grande l'apparente indépendance des mouvements du cœur, surtout chez la Grenouille. On peut séparer le cœur de l'animal, le déposer sur une table, et il bat pendant très-longtemps. Il semblerait donc que ses battements, chez l'animal intact, sont affranchis de toute influence émanant des centres nerveux, et cependant il n'en est rien. Vous voyez qu'il suffit de galvaniser la moelle allongée sur cette Grenouille, pour que les mouvements du cœur s'arrêtent, et, chose bien remarquable, le cœur s'arrête en diastole : ce n'est pas le résultat d'une contraction tonique ; le cœur est paralysé. Cette paralysie du cœur, pro-

duite par une excitation du système nerveux, est un des plus forts arguments à l'appui de la théorie émise par MM. Weber, et formulée en termes très-précis par M. Pflüger. Suivant ces auteurs, il existe des nerfs dont la fonction n'est pas d'exciter, mais bien d'empêcher ou d'arrêter le mouvement des muscles auxquels ils se rendent : ces nerfs seraient donc des nerfs suspensifs ou des nerfs d'arrêt. C'est dans cette catégorie qu'il faudrait placer les nerfs vagues par rapport à leur action sur le cœur, les nerfs splanchniques par rapport à leur action sur les intestins.

Lorsque l'on galvanise à l'aide d'un courant intermittent d'une force suffisante les deux nerfs vagues ou pneumo-gastriques sur un Vertébré, les mouvements du cœur s'arrêtent immédiatement, le cœur est dans le relâchement, dans la diastole ; il est comme paralysé. De même pour les intestins ; lorsqu'ils sont animés de mouvements péristaltiques, si l'on galvanise les nerfs splanchniques, le mouvement cesse ; il y a une sorte de paralysie de l'intestin.

Je pourrais vous montrer l'expérience relative aux nerfs pneumo-gastriques en la faisant sur une Grenouille (1); mais

(1) L'arrêt du cœur, produit chez les Grenouilles par la galvanisation des nerfs pneumogastriques, offre un intérêt physiologique tout particulier. On sait que M. Hyrtl a montré que les parois du cœur de la Grenouille ne contienent pas de vaisseaux. On trouve donc dans le résultat expérimental en question un argument irréfutable contre l'opinion qui veut expliquer l'arrêt du cœur ainsi déterminé, par la contraction des vaisseaux des parois de l'organe et par l'anémie de ces parois qui serait la conséquence de cette contraction. D'ailleurs, il est facile de s'assurer par l'examen direct, que chez les Mammifères et même chez certains Reptiles, les Tortues par exemple, les vaisseaux des parois du cœur ne se resserrent pas d'une façon notable, sous l'influence d'une galvanisation des nerfs vagues, produisant l'arrêt diastolique du cœur.

quelques-uns d'entre vous seulement pourraient en voir le résultat. Je préfère la pratiquer sur un Mammifère, pour que vous puissiez tous en être témoins. Voici un Lapin sur lequel on a mis les deux nerfs pneumo-gastriques à nu. J'enfonce, à travers la paroi du thorax, une longue épingle fixée dans une tige de bois qui porte à son autre extrémité un petit étendard de papier. J'ai réussi à mettre l'aiguille en rapport avec le cœur, et vous voyez les mouvements de l'organe indiqués très-ostensiblement par d'assez larges oscillations du petit appareil qui sert d'index. Je galvanise les nerfs pneumo-gastriques; immédiatement les mouvements du cœur s'arrêtent. Je cesse de galvaniser les nerfs; un instant après, les mouvements du cœur reparaissent, d'abord tumultueux, puis après quelques moments, réguliers. Je recommence; les effets sont les mêmes.

Notez bien qu'en attribuant les résultats que nous venons d'observer aux nerfs pneumo-gastriques, je cède à l'entraînement de l'imitation. C'est là ce que disent presque tous les physiologistes, et tous cependant savent bien certainement que l'arrêt du cœur dans ce cas n'est pas dû à l'action des nerfs pneumo-gastriques eux-mêmes, tels qu'ils sont constitués au niveau de leur origine; mais bien à la branche anastomotique qu'ils reçoivent du nerf spinal ou accessoire de Willis. C'est une notion très-importante et que nous devons à M. Waller. Rien de plus net que ses expériences sur ce point, expériences que nous avons vu faire par ce physiologiste et que nous avons répétées depuis. Il arrache toute la partie centrale des nerfs spinaux sur un Mammifère, par le procédé de M. Cl. Bernard. Puis, au bout de quelques jours, lorsque la partie périphérique a subi la dégénérescence graisseuse, il galvanise les nerfs

pneumo-gastriques à la région inférieure du cou. Il n'y a plus aucune action sur le cœur, bien que les fibres nerveuses, appartenant en propre aux pneumo-gastriques, soient entièrement intactes. Ce sont donc les nerfs spinaux par leurs branches internes, ou les représentants de ces nerfs chez les animaux privés de nerfs spinaux, qui sont doués de l'influence suspensive sur les mouvements du cœur; mais les nerfs pneumo-gastriques, par leurs propres fibres, n'ont aucune influence de ce genre sur le cœur. M. Schiff a cherché à aller plus loin que M. Waller et à déterminer quelles sont les fibres radiculaires du nerf spinal qui possèdent l'influence suspensive; et pour lui, elle appartiendrait surtout aux filets inférieurs des racines de ce nerf.

La plupart des physiologistes admettent aujourd'hui la réalité de ces actions suspensives exercées par certains nerfs, et M. Cl. Bernard en a fourni un nouvel exemple bien remarquable dans ses expériences sur les nerfs qui se rendent à la glande sous-maxillaire, en faisant voir que le nerf tympanico-lingual a sur les vaisseaux de la glande une véritable influence de ce genre. Cependant des expérimentateurs d'un grand mérite ont refusé d'admettre la réalité de cette influence. Pour eux, il y aurait là une interprétation erronée. Ainsi, M. Schiff et M. Moleschott croient que la paralysie des organes musculaires auxquels se rendent les nerfs vagues ou splanchniques ou autres, lorsqu'elle est produite par la galvanisation de ces nerfs, est due à ce qu'on épuise l'excitabilité nerveuse par une irritation trop vive. Les irritations plus faibles de ces nerfs produiraient l'effet ordinaire de la stimulation des nerfs moteurs, c'est-à-dire une contraction des muscles auxquels ils se distribuent. Cette manière de voir n'a pas rencontré beaucoup

d'adhérents. M. de Bezold et d'autres expérimentateurs affirment même que les irritations faibles des nerfs dits suspensifs ne donnent point le résultat indiqué par MM. Schiff et Moleschott. On pourrait d'ailleurs faire valoir contre leur hypothèse un argument qui me paraît la réfuter directement. Ils sont obligés de supposer que les nerfs suspensifs ont pour ainsi dire une résistance moins grande que les autres nerfs, et que leur excitabilité s'épuise plus vite, presque immédiatement, sous l'influence d'une violente irritation ; car la paralysie des organes auxquels ils se rendent, du cœur par exemple, lorsqu'il s'agit des nerfs pneumogastriques, survient presque aussitôt que les électrodes sont mis en contact avec ces nerfs. Or, est-il bien vrai que l'excitabilité des nerfs pneumogastriques, ou des branches des nerfs spinaux qui s'unissent à eux, pour ne prendre qu'un exemple, s'épuise plus vite que celle des autres nerfs, sous l'influence d'un fort courant intermittent? Les expériences que j'ai faites avec M. Philipeaux sur la réunion de nerfs de fonctions différentes me permettent de répondre nettement à cette question. Sur des Chiens qui avaient le bout central d'un des nerfs pneumogastriques soudé au bout périphérique du nerf hypoglosse correspondant, depuis plusieurs mois, et chez lesquels la restauration du bout périphérique du nerf hypoglosse était complète, j'ai soumis à l'action soutenue d'un courant intermittent très-intense le bout central du nerf pneumogastrique, soit en le laissant intact, soit après l'avoir coupé le plus près possible du crâne, et j'ai vu les contractions de la langue, ainsi provoquées, durer à peu près aussi longtemps que lorsqu'on galvanise d'une façon persistante les nerfs hypoglosses eux-mêmes. Les nerfs pneumogastriques n'ont donc

pas une excitabilité qui s'épuise plus facilement que celle des autres nerfs, et l'hypothèse de MM. Moleschott et Schiff doit donc être rejetée.

Quoi qu'il en soit, si nous revenons à l'expérience que nous faisions tout à l'heure sur la moelle allongée d'une Grenouille, nous comprenons facilement que l'arrêt diastolique du cœur, produit par la galvanisation du bulbe, a lieu par l'intermédiaire des nerfs pneumogastriques. Si cette explication n'était pas aussi simple et aussi naturelle qu'elle l'est, nous pourrions nous assurer facilement du rôle que jouent ces nerfs dans cette expérience. Nous n'aurions qu'à couper les deux pneumogastriques avant de galvaniser le bulbe rachidien ; nous verrions la galvanisation ne plus produire alors aucun effet sur le cœur, ou n'en produire qu'un très-faible relativement, le cœur chez la Grenouille recevant, comme je le dirai tout à l'heure, quelques filets nerveux, en dehors de ceux qui sont fournis par les nerfs pneumogastriques. Nous pourrions également empoisonner la Grenouille avec du curare, et, comme l'a démontré M. Cl. Bernard, la galvanisation du bulbe, celle des nerfs pneumogastriques eux-mêmes, n'exerceraient plus aucune influence sur le cœur (1).

Ces expériences nous permettent de nous rendre compte des phénomènes de la commotion cérébrale, ou du *choc*. Il se produit dans ce cas une résolution complète des diverses parties du corps, avec arrêt de la respiration, et souvent même avec arrêt momentané des mouvements du

(1) Il n'en serait pas de même chez les Mammifères empoisonnés par du curare; car chez eux, ainsi que je l'ai démontré, les nerfs pneumogastriques conservent encore dans ces conditions une grande partie de leur excitabilité.

cœur ; et ces derniers effets ont lieu bien certainement par le même mécanisme que celui dont je viens de parler.

Nous pouvons d'ailleurs étudier facilement la physiologie de la commotion des centres nerveux chez la Grenouille. Je frappe plusieurs coups assez violents sur la tête de cette Grenouille. Elle a jeté un cri au premier coup, et sa langue a fait saillie hors de sa bouche. Vous voyez les frémissements convulsifs qui se montrent dans ses membres et dans sa région hyoïdienne. La respiration a cessé tout à fait, et l'animal est maintenant immobile : ses membres sont flasques et ne réagissent plus sous l'influence des excitations. Voici une autre Grenouille sur laquelle on a mis le cœur à nu. Je frappe trois coups sur sa région crânienne. Les mêmes effets se produisent : mais, de plus, au bout de quelques secondes, alors que les frémissements convulsifs des muscles, des membres et de la région hyoïdienne persistent encore, le mouvement du cœur se ralentit, puis s'arrête. Et remarquez-le bien : il s'arrête en diastole ; il est comme paralysé. L'arrêt des mouvements du cœur dure quelques secondes ; puis ces mouvements reparaissent, et, après quelques battements séparés par d'assez longs intervalles, le rhythme du cœur redevient normal. Le cœur s'emplit d'abord moins que d'ordinaire à chaque diastole ; mais bientôt l'afflux de sang augmente, les diastoles se développent, et, quelques minutes après l'expérience, les mouvements du cœur sont plus amples et plus fréquents que dans l'état normal. L'arrêt des mouvements respiratoires et des battements du cœur dépend bien certainement de l'excitation du bulbe, produite par la percussion de la tête : il y ainsi excitation des origines des nerfs pneumogastriques, ce qui produit les mêmes effets qu'une

forte galvanisation de ces nerfs intacts, c'est-à-dire une suspension des mouvements du cœur et de ceux de l'appareil de la respiration. La suspension des mouvements du cœur n'a qu'une faible durée, tandis que l'arrêt des mouvements respiratoires se prolonge pendant plusieurs minutes, quelquefois pendant plus d'une demi-heure, parce qu'à l'effet de l'excitation du bulbe rachidien succède celui de l'épuisement de cette partie des centres nerveux. Au bout d'un temps variable, le bulbe rachidien ayant subi une réparation par la nutrition intime, les mouvements de l'appareil hyoïdien reparaissent ; et, peu après, les mouvements des membres renaissent à leur tour. Comme je vous le disais tout à l'heure, à propos des effets de la galvanisation du bulbe rachidien, on peut démontrer que l'influence du choc des centres nerveux se transmet par les nerfs, en faisant l'expérience sur une Grenouille empoisonnée par le curare. On n'observe plus l'arrêt des mouvements du cœur dans ces conditions expérimentales. Lorsque les nerfs pneumogastriques sont coupés, l'arrêt du cœur peut encore avoir lieu, parce que chez la Grenouille le cœur reçoit quelques filets nerveux provenant des premiers nerfs spinaux, et que ces filets nerveux ont la même influence sur le cœur que les nerfs pneumogastriques.

La physiologie de la commotion cérébrale doit être la même chez les Vertébrés supérieurs que chez la Grenouille. Chez celle-ci, les phénomènes de la commotion se dissipent, parce que les mouvements du cœur renaissent après une courte suspension, et parce que la respiration cutanée entretient l'hématose, pendant que l'appareil respiratoire pulmonaire est paralysé. Chez les animaux supérieurs et chez l'Homme, il faudrait entretenir longtemps, peut-être

pendant plus de trois quarts d'heure, la respiration artificielle pour permettre aux phénomènes de commotion cérébrale de se dissiper et à la respiration spontanée de se rétablir. Mais je ne doute pas que ce ne soit là le seul moyen qui puisse inspirer quelque confiance ; et, dans un cas de commotion cérébrale chez l'Homme, il faudrait évidemment recourir à la respiration artificielle, si les mouvements respiratoires étaient abolis et s'il restait encore quelques battements du cœur.

Vous voyez jusqu'à quel point la physiologie peut s'éclairer par des expériences pratiquées sur des Batraciens.

Que d'exemples ne pourrait-on pas citer encore ! Qui ne sait aussi que la plupart des expériences instituées sur les Mammifères peuvent être répétées sur la Grenouille ? Il suffit de rappeler, entre autres faits, les expériences sur la glycosurie produite par des lésions des centres nerveux, expériences que M. Cl. Bernard a faites chez les Vertébrés supérieurs, et que M. Schiff a reproduites sur les Batraciens.

Puisque je vous parle du profit que la physiologie a tiré d'expériences faites sur les Batraciens, je ne puis m'empêcher de vous rappeler que c'est sur ces animaux qu'ont été entreprises la plupart des études sur le mécanisme de l'action des poisons. (1)

Non-seulement on peut faire sur les Batraciens presque

(1) C'est sur la Grenouille que M. Cl. Bernard a fait ses principales découvertes relatives à l'action de curare. On peut dire que s'il avait institué ses premières expériences sur des Mammifères, il n'aurait obtenu que des résultats peu significatifs ; car, ainsi que je l'ai dit dans une autre leçon, la motricité peut persister quelque temps après la mort par le curare, chez les animaux de cette classe. Il en est de même chez certains ani-

toutes les expériences qui ont été instituées sur les Vertébrés supérieurs, mais encore il y a des essais expérimentaux que l'on ne peut guère tenter que sur eux. Ainsi, par exemple, on peut faire sur les Batraciens des recherches expérimentales directes sur la physiologie du développement. J'ai déjà eu, dans le cours de ces leçons, l'occasion de vous parler des résultats fournis par les expériences faites sur les embryons de Grenouilles. Je vous ai montré que des queues de têtards, séparées du reste de l'animal, continuaient à se développer, grâce seulement aux granulations vitellines que contiennent leurs éléments anatomiques : les muscles, les vaisseaux, les vertèbres, acquièrent la forme, la structure normales ; et, lorsqu'on les compare à des queues qui sont encore en continuité avec le reste du corps, on ne trouve aucune différence. Et cependant, cette évolution s'est accomplie en l'absence de toute direction, de tout contrôle du système nerveux central, chaque élément anatomique réalisant lui-même une forme préfixe; et nous nous sommes servis de cette expérience pour combattre l'hypothèse du principe vital.

Ces expériences, il est vrai, ne durent pas plus de quinze à dix-huit jours, et l'on pourrait dire que si la survie était plus considérable, il se produirait des déformations, conformément à la théorie qui donne pour origine à la plupart des malformations congénitales, des lésions du système ner-

maux de l'embranchement des Annelés, chez l'Ecrevisse, par exemple.

Les Batraciens résistent d'une façon remarquable à l'action de certains poisons. L'extrait de belladone, par exemple, ne produit chez la Grenouille, à doses assez fortes, que de minimes effets. Mis en contact avec la cornée d'un des yeux, il ne détermine pas de dilatation de la pupille, résultat négatif que j'ai observé aussi chez les Poissons (Carpes et Anguilles).

veux pendant la vie embryonnaire. Or, on peut faire sur les Batraciens des expériences qui prouvent avec quelle réserve on doit admettre cette théorie. Si l'on pique l'une des moitiés de l'isthme de l'encéphale sur une jeune larve de Grenouille, on produit des mouvements de rotation, le plus souvent autour de l'axe longitudinal du corps. J'ai observé des larves chez lesquelles existait une lésion de ce genre, qui ont continué à tourner pendant trois ou quatre mois, qui ont parcouru pendant cette période, et avec la plus grande régularité, toutes les phases de leur développement, et qui sont arrivées à l'état de Grenouilles, sans présenter la moindre irrégularité de forme : les animaux, alors qu'ils avaient accompli toutes leurs métamorphoses, tournaient encore, ce qui établit bien que la lésion des centres nerveux n'avait pas entièrement disparu. J'ai obtenu des résultats du même genre, c'est-à-dire ayant la même signification, en retranchant la tête à des embryons de Grenouille. Ces embryons survivent à l'opération pendant dix à quinze jours; ils se développent; l'évolution de leurs éléments anatomiques se fait avec une grande régularité, et ils tendent évidemment à acquérir la forme spécifique.

Sur d'autres larves, avant que leurs branchies extérieures se fussent ramifiées, j'avais enlevé toute la partie de la tête qui me paraissait devoir correspondre à l'encéphale. Ces larves se développèrent peu à peu, mais finirent par périr d'inanition. Elles semblaient être, en effet, privées de l'instinct de se nourrir, et elles n'exécutaient que rarement des mouvements spontanés de locomotion. L'une de ces larves a seule vécu assez longtemps, près d'un mois; et, au moment de sa mort, elle avait pris déjà depuis longtemps la

forme d'un Têtard; mais elle différait beaucoup des Têtards du même âge par ses dimensions plus petites et par l'aspect de sa tête. Les deux yeux étaient très-rapprochés l'un de l'autre, presque contigus, sur le dessus de la tête, et des houppes branchiales très-courtes se voyaient sur les parties latérales entre la tête et le corps. Mais de ces différences, les unes tenaient à l'opération qui avait empêché le développement ordinaire de la tête, l'autre, la petitesse relative du Têtard, dépendait de ce qu'il n'absorbait pas de matières alimentaires, ou qu'il n'en absorbait qu'en très-minimes quantités. Le corps et la queue n'en avaient pas moins suivi, dans leur développement, la marche la plus régulière et n'offraient aucun vice de conformation.

J'ai fait aussi de nombreux essais, ayant pour but de rechercher si des lésions pratiquées sur l'œuf lui-même, après fécondation, n'amèneraient pas des déformations ultérieures de l'embryon. Mais ces essais n'ont pas donné des résultats constants, ce qui provenait certainement de ce que la lésion n'était pas faite toujours sur les mêmes points. On transperçait d'outre en outre des œufs de Grenouilles trois jours après la ponte et la fécondation (1). Plusieurs des larves qui se sont développées avaient, au moment où elles se sont dégagées de leur sphère de matière muqueuse, des lésions de l'abdomen ou de la tête, et elles sont mortes le lendemain ou le surlendemain, de telle sorte qu'il est impossible de savoir de quelle façon aurait eu lieu leur évolution dans la suite. D'autres larves étaient tout à fait saines, et ont survécu en subissant plus tard leurs métamorphoses avec la plus grande régularité.

(1) Il sort toujours une gouttelette de matière vitelline par l'une et par l'autre ouverture.

Si nous laissons de côté cette dernière série d'expériences, nous voyons que toutes les autres tendent à nous montrer que le développement ne se fait pas sous l'influence et la direction du système nerveux central.

D'autres expériences parlent encore dans le même sens : ce sont celles dans lesquelles j'ai étudié l'action de divers poisons sur les têtards de Grenouilles. Ayant placé des larves, au moment de leur éclosion, dans de l'eau tenant en dissolution du curare, je vis bientôt les mouvements de ces larves cesser : même quand on agitait le vase, les larves demeuraient immobiles ; elles semblaient tout à fait mortes. Je les examinai à l'aide du microscope, lorsque leurs branchies s'étaient déjà un peu allongées, et je vis que ces branchies étaient parcourues par le sang, animé d'un mouvement intermittent : le cœur battait donc encore. Les jours suivants, ces larves se modifièrent comme des larves saines ; leurs branchies externes se ramifièrent, puis disparurent. Si alors, ou même quelque peu auparavant, on n'enlève pas les têtards pour les mettre dans de l'eau pure, ils meurent, parce que les mouvements de préhension et de respiration leur sont devenus indispensables. Mais, jusque-là, tous les phénomènes du développement ont suivi leur marche normale, bien que la plupart des conducteurs centrifuges du système nerveux eussent leurs fonctions empêchées. On observe les mêmes résultats, lorsqu'on emploie une solution de nicotine au lieu d'une solution de curare.

J'ai, du reste, à peine besoin de vous le dire, ces expériences ont bien moins de valeur que les précédentes dans la question dont il s'agit. Vous n'ignorez pas quelles sont mes opinions sur l'action du curare, et vous savez par

conséquent que, pour moi, dans ces dernières expériences, les nerfs à conduction centrifuge n'avaient pas perdu leurs propriétés physiologiques. Il ressort même des recherches dont je vous ai dit un mot dans cette leçon que les nerfs sympathiques ne devaient pas être paralysés. On ne saurait, par suite, tirer des expériences que je viens de vous indiquer, une preuve bien rigoureuse en faveur de l'indépendance des phénomènes du développement.

Contentons-nous donc des résultats que nous ont donnés les expériences relatives à l'influence des lésions des centres nerveux de l'embryon sur son développement, et les observations faites sur les queues de têtard, séparées du reste de l'embryon. Ils suffisent pour bien établir, comme nous le disions tout à l'heure, que ce développement a lieu d'une façon indépendante. Chaque tissu de l'embryon, chaque élément anatomique, tend à se développer de lui-même, dans une certaine direction, sans être tenu de recevoir et d'exécuter, pour ainsi dire, les ordres d'une partie dominatrice quelconque. En un mot, le développement est l'effet de la mise en activité d'une propriété physiologique de l'élément anatomique vivant. Tout développement implique d'ailleurs des phénomènes de nutrition intime. Mais cette nutrition intime est tout aussi indépendante du système nerveux que le développement : elle n'y est soumise que très-indirectement, en tant que le système nerveux exerce son influence sur les voies qui apportent aux éléments anatomiques les matériaux aux dépens desquels ils doivent se nourrir. Le phénomène même de la nutrition intime est en dehors de l'influence du système nerveux : il dépend aussi d'une propriété physiologique inhérente à l'élément anatomique vivant.



TRENTE-SIXIÈME LEÇON.

27 août 1864.

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL DES OISEAUX ET DES MAMMIFÈRES.

Notions sommaires sur l'anatomie et la physiologie du système nerveux central des Oiseaux. — Quelques mots sur le cerveau des Mammifères. — Comparaison du cerveau de l'Homme à celui des Singes.

Lorsqu'on passe des Reptiles aux Oiseaux, on franchit, relativement aux fonctions qui nous occupent, un intervalle considérable. Chez les Reptiles, les facultés intellectuelles sont très-rudimentaires; chez eux, l'instinct est le mobile presque exclusif des actes de la vie de relation : chez les Oiseaux, l'intelligence se montre au contraire dans un état de développement tout à fait remarquable. Aussi ne doit-on pas s'étonner de voir, chez les animaux de cette dernière classe, les parties de l'encéphale qui président à l'intelligence prendre une prépondérance tout à fait décidée. J'ai fait placer devant vous des encéphales d'Oiseaux, en ayant soin de représenter les principaux ordres. Un premier coup d'œil vous convaincra de cet accroissement du

volume du cerveau proprement dit. Voici d'autre part des pièces sur lesquelles vous pourrez suivre facilement la description succincte que je vais tracer des parties centrales du système nerveux des Oiseaux.

Nous allons étudier successivement le myélencéphale et le grand sympathique.

A. *Myélencéphale.* — Un premier fait à noter, c'est l'uniformité si frappante de la disposition des diverses parties du myélencéphale chez tous les Oiseaux. La *moelle épinière* remplit le canal vertébral dans toute sa longueur ; elle se prolonge jusque dans la région coccygienne où elle est réduite à un cordon filiforme. Chez les Oiseaux, la substance grise de la moelle est disposée comme chez les Mammifères; mais, au niveau du renflement crural, qui est le plus considérable, les colonnes postérieures s'écartent et la substance grise est ainsi mise à nu. Cet intervalle que laissent entre eux les cordons postérieurs a été désigné sous le nom de *sinus rhomboïdal.* A ce niveau, la substance grise est moins consistante que dans le reste de la moelle. On peut découvrir facilement cette région de la moelle chez les Oiseaux, et l'exposition de la substance grise à l'air ne détermine presque aucun effet appréciable; aussi est-ce un véritable lieu d'élection pour les expériences que l'on veut tenter sur la substance grise de la moelle. Je vous rappelle, à propos de la moelle, que M. Jacubowitch indique les grandes cellules de la substance grise, ou cellules motrices, comme placées dans les parties postérieures de cette substance. Mais l'expérimentation a donné des résultats en opposition avec la conclusion qu'on aurait pu vouloir tirer de cette assertion. D'ailleurs cette assertion est-elle exacte ? C'est ce que nous pouvons examiner rapidement en disant quelques mots

de la structure de la moelle épinière chez les Oiseaux.

Chez les animaux de cette classe, chez le Pigeon, par exemple, la moelle offre les mêmes particularités extérieures que chez les Mammifères. Il y a un sillon antérieur bien marqué et un sillon postérieur beaucoup moins net. De plus, dans la plus grande partie de la longueur de la moelle, les faisceaux postérieurs sont séparés des faisceaux antéro-latéraux par une ligne très-reconnaissable de chaque côté. Au niveau de cette ligne, il y a même, surtout aux régions dorsale et lombaire, une traînée grisâtre. La moelle se renfle en deux points, aux endroits d'origine des nerfs des membres antérieurs et postérieurs; et, dans ces points, de même encore que chez les Mammifères, il y a augmentation non-seulement des dimensions de la substance grise, mais encore de l'épaisseur des couches de substance blanche qui forment l'écorce de la moelle. Sur les coupes transversales, on constate que la substance grise offre une configuration analogue à celle qu'elle présente chez les Mammifères. Il y a deux cornes antérieures assez larges et deux cornes postérieures plus étroites, un peu plus longues, et qui atteignent presque la surface postérieure de la moelle, tandis que les cornes antérieures sont séparées de la face antérieure de l'organe par une assez grande épaisseur de substance blanche.

Lorsqu'on examine, à l'aide du microscope, de minces tranches, excisées perpendiculairement à l'axe longitudinal, on distingue encore mieux ces dernières particularités. De plus, on reconnaît qu'il y a, immédiatement en arrière des faisceaux antérieurs, une commissure antérieure assez large. En arrière de cette commissure se trouve la commissure grise qui unit l'une à l'autre les deux masses latérales de

substance grise. Cette dernière commissure est très-large, et c'est dans sa partie antérieure, derrière la commissure antérieure, que l'on aperçoit le canal central, lequel n'est point très-large (0,04 de diamètre), et est revêtu d'épithélium cylindrique. La commissure antérieure est constituée par des fibres nerveuses dont un grand nombre paraissent véritablement commissurales, c'est-à-dire passent d'une moitié de la moelle dans l'autre et mettent en communication réciproque les éléments des deux moitiés : mais il y a des fibres, faisant aussi partie de cette commissure, qui viennent des faisceaux antérieurs et qui s'entrecroisent sur la ligne médiane.

La substance grise est constituée, comme dans les autres classes des Vertébrés, par de la substance amorphe, finement grenue, traversée par de nombreuses fibrilles, et contenant, outre les cellules nerveuses, des corpuscules plasmatiques et des vaisseaux.

Les cellules nerveuses sont multipolaires. Dans les cornes antérieures on en voit un assez grand nombre, et elles ont là de grandes dimensions. Chez le Pigeon, elles ont 4 centièmes de millimètre de diamètre et même quelquefois un peu davantage dans leur plus grande longueur. Le noyau est arrondi et n'est pas très-volumineux : il a, en moyenne, 12 millièmes de millimètre de diamètre, et le nucléole a de 5 à 8 millièmes de millimètre de diamètre. Les cellules les plus rapprochées du contour antérieur de la substance grise envoient au moins un pôle dans les faisceaux de fibres transversales qui viennent aboutir en ces points ; et, ces faisceaux représentant les racines antérieures des nerfs, il est bien probable que les pôles dirigés dans ce sens sont les origines de certaines des fibres de ces racines.

On voit les cellules diminuer un peu de nombre, à mesure que l'examen porte sur des points plus voisins des cornes postérieures, et dans ces cornes, il n'y a qu'un petit nombre de cellules, lesquelles sont certainement de plus petites dimensions que les cellules des cornes antérieures. Mais, dans la commissure grise, il y a un nombre très-considérable de cellules nerveuses, de moyennes dimensions. Ces cellules sont généralement allongées et dirigées d'un côté à l'autre de la moelle. Elles sont d'ailleurs également multipolaires.

Ainsi deux faits ressortent nettement de cette étude sommaire. D'abord, c'est l'analogie très-grande qui existe entre la structure de la moelle des Oiseaux et celle de la moelle des Mammifères. En particulier, je vous fais remarquer la situation qu'occupent les grandes cellules nerveuses, situation semblable à celle de ces mêmes cellules chez l'Homme, ce qui, par conséquent, nous autorise à considérer l'assertion de M. Jacubowitch comme erronée. En second lieu, nous constatons que les cellules nerveuses sont bien plus nombreuses relativement dans la moelle des Oiseaux que dans celle des Mammifères, observation qui doit vous rappeler celle que nous avons déjà faite à propos des Batraciens. Il existe probablement, chez les Oiseaux, des conditions de l'action réflexe qui exigent qu'il y ait un plus grand nombre de cellules nerveuses dans la substance grise de la moelle.

En remontant vers l'encéphale, on arrive à la *moelle allongée* qui est, par rapport aux dimensions du cerveau, plus volumineuse que chez les Mammifères, et qui offre la plupart des détails de conformation que nous avons trouvés dans le bulbe rachidien de ces derniers animaux. Cependan

il ne semble pas y avoir d'olives (1); de plus, les faisceaux superficiels sont moins nettement délimités que chez les Mammifères. Comme chez certains de ceux-ci, les nerfs auditifs offrent chez les Oiseaux un renflement de substance ganglionnaire au niveau de leur origine. Chez les Mammifères qui présentent la même particularité, chez les Rongeurs, par exemple, ces amas de substance centrale sont placés sur les racines postéro-supérieures des nerfs auditifs, au niveau des parties qui bordent latéralement le quatrième ventricule : ce sont les tubercules de Wenzel. L'entrecroisement des pyramides inférieures, s'il existe chez les Oiseaux, est bien différent de ce qu'il est chez les Mammifères ; cependant il y a probablement des entrecroisements entre les deux moitiés de la moelle allongée chez les Oiseaux : les expériences de M. Flourens sur l'effet croisé des lésions des diverses parties de l'encéphale ne sauraient laisser aucun doute à cet égard, si toutefois cet effet ne s'explique pas suffisamment par les entrecroisements qui ont lieu dans la moelle épinière. Il est probable, en tout cas, que les entrecroisements sont moins étendus que chez les Mammifères, car la faiblesse hémiplégique, produite par les lésions unilatérales de l'encéphale dans le côté opposé au côté opéré, est moins prononcée et moins durable chez les Oiseaux que chez les Mammifères. Le bulbe rachidien est formé aussi chez les Oiseaux par des faisceaux blancs et par une grande quantité de substance grise interposée.

La moelle allongée se renfle de plus en plus au fur et à

(1) Sur les coupes de bulbe, faites perpendiculairement à son axe longitudinal, à un centimètre environ en arrière du chiasma des nerfs optiques, on aperçoit deux petits traînées ondulées de substance grise, situées très-près du sillon inférieur du bulbe. Sont-ce là des rudiments de corps olivaires?

mesure qu'elle s'avance vers le chiasma. C'est cette région antérieure et très-renflée du bulbe rachidien qui représente, chez les Oiseaux, la protubérance des Mammifères ; mais il n'y a pas de véritable *pont de Varole*, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de couches transversales et superficielles de substance blanche. La constitution de cette partie du bulbe est très-analogue à celle de la partie postérieure ou véritable moelle allongée. Il y a aussi une grande quantité de substance grise interposée aux fibres blanches.

Au-dessus de la moelle allongée et de la protubérance se trouve le quatrième ventricule, et c'est vers l'angle postérieur de ce ventricule que siége le *point* ou *nœud vital*, comme l'a fait voir M. Flourens. Je vais répéter l'expérience devant vous sur ce Pigeon. Vous remarquez que l'on n'observe pas une abolition complète de tous les mouvements, comme cela a lieu parfois chez les Mammifères. Il y a ici une agitation convulsive, qui éclate un instant après l'opération et qui tient sans doute à l'anoxémie de la moelle. Mais si l'on examine avec attention le thorax, on constate qu'il n'y a plus le moindre mouvement respiratoire. Aussi l'immobilité de la mort ne va-t-elle pas tarder à remplacer les convulsions de l'agonie.

Le *cervelet*, qui recouvre le quatrième ventricule, est réduit à son lobe médian. On aperçoit cependant deux prolongements latéraux ; mais, pour quelques auteurs, ces prolongements seraient les représentants, non des lobes latéraux, mais des *touffes*. Le cervelet offre à sa surface un certain nombre de sillons tranversaux qui divisent sa couche superficielle en lamelles parallèles. Cette disposition lamelleuse du cervelet est constante chez les Mammifères et les Oiseaux, et se retrouve chez plusieurs genres de Poissons ;

mais ce fait restera à l'état de simple donnée anatomique, tant que les fonctions du cervelet seront aussi peu connues qu'elles le sont aujourd'hui. En faisant une coupe verticale, suivant l'axe médian, du lobe moyen du cervelet, on voit sur les surfaces de la coupe une apparence analogue à celle à laquelle on a donné, chez les Mammifères, le nom d'*arbre de vie*. On reconnaît que, comme chez les Mammifères, la couche corticale de substance grise est formée de deux lames superposées dont l'extérieure, plus épaisse, est grise, et dont l'intérieure, qui est en contact avec la substance blanche, est un peu jaunâtre. La structure est, en grande partie, la même que chez les Mammifères.

Au-devant du cervelet, nous trouvons les *lobes optiques* ou *tubercules bijumeaux* qui sont les analogues des tubercules quadrijumeaux des Mammifères. Ils sont écartés l'un de l'autre, et situés sur les parties latérales et un peu inférieures de l'encéphale. Ils sont réunis l'un à l'autre, au-dessus de l'isthme de l'encéphale par une large bande commissurale, sous laquelle passe l'aqueduc de Sylvius. Cette bande est formée de faisceaux de fibres blanches transversales et n'a pas la même épaisseur dans toute son étendue antéro-postérieure. C'est vers sa partie antérieure, à une faible distance de son bord antérieur, qu'elle est le plus épaisse. J'ai cherché à montrer ailleurs, dans un travail fait avec M. Philipeaux, que cette bande commissurale représente la commissure qui, chez les Poissons, est comprise dans l'intérieur des lobes optiques (*Société philomathique*). Je vous ai déjà dit, en parlant des Poissons, que, chez les Oiseaux, les tubercules bijumeaux se trouvent accolés l'un à l'autre sur la ligne médiane, à une époque peu avancée du développement fœtal.

Les tubercules bijumeaux sont creusés d'une cavité ; mais cette cavité est peu étendue relativement au volume des tubercules, parce qu'elle est comblée par une éminence considérable qui naît de la base du tubercule ; de telle sorte que la cavité n'existe qu'à la partie supérieure et interne de chaque lobe et qu'elle n'est pas visible sans une certaine attention, parce qu'elle est effacée par l'accolement de la paroi supérieure du tubercule à l'éminence que cette paroi recouvre. Les cavités des lobes optiques communiquent d'ailleurs avec l'aqueduc de Sylvius.

On peut considérer la paroi des tubercules bijumeaux comme représentant tout à fait la paroi des tubercules optiques des Poissons. En effet, les tubercules des Oiseaux sont blancs à l'extérieur, où se trouve une mince couche de substance blanche en relation avec les fibres radiculaires des nerfs optiques. Au-dessous de cette couche blanche se trouve une couche assez épaisse de substance grise, et enfin, la couche interne de la paroi est blanche. On retrouve cette disposition de l'écorce du tubercule bijumeau, même à l'endroit où s'élève l'éminence intérieure de chaque lobe optique. Une coupe verticale de cette éminence fait voir qu'elle est constituée par un amas de substance grise : seulement, cet amas est traversé vers le milieu de sa hauteur par deux lamelles blanchâtres à plan horizontal, et dirigées d'avant en arrière.

Les *couches optiques* sont assez petites et limitent de chaque côté le troisième ventricule (1).

(1) Les couches optiques présentent des dimensions de plus en plus petites au fur et à mesure que l'on descend l'échelle des Vertébrés. Ainsi, chez les Reptiles, elles sont plus petites que celles des Oiseaux ; et, enfin, chez les Poissons, si les couches optiques existent, elles sont représentées

Entre le cerveau proprement dit et le cervelet, on voit encore la *glande pinéale* dont les pédoncules viennent de la partie antérieure de la commissure située entre les lobes optiques.

Les *hémisphères cérébraux* affectent, dans leur ensemble, une forme triangulaire, à sommet antérieur. Ils sont très-peu allongés et leur surface n'est pas parcourue par de véritables circonvolutions. Il y a cependant un indice de la scissure de Sylvius et parfois une ou deux dépressions sur chaque lobe, lesquelles sont destinées à loger des vaisseaux. La grande différence entre le cerveau des Mammifères et celui des Oiseaux, c'est l'absence de *corps calleux* chez ces derniers. Les deux hémisphères ne sont réunis l'un à l'autre que par la *commissure antérieure* qui est très-grêle, et par une petite bandelette, très-grêle aussi, qui est formée de substance grise et qui surmonte la commissure antérieure à laquelle elle est accolée. Sur la face interne de chaque hémisphère, on voit des fibres blanches qui irradient en forme d'éventail, et dont quelques-unes remontent jusque sur la face supérieure de l'hémisphère. Ces fibres, vers la partie inférieure de cette face, près du bord inférieur de la grande scissure, se ramassent en un faisceau triangulaire. Quand on suit ce faisceau, on le voit contourner le pédoncule cérébral à la base de l'encéphale, un peu en avant du chiasma, et remonter sur la face supérieure de ce pédoncule

comme nous l'avons vu, M. Philipeaux et moi, par deux petits mamelons grisâtres et arrondis qui se trouvent sur la face supérieure des pédoncules, à leur partie interne et postérieure, immédiatenment en avant des lobes optiques. Ces petits mamelons sont faciles à apercevoir chez plusieurs types de Poissons osseux, chez la Carpe et le Barbillon, entre autres. C'est dans leur intervalle que serait le véritable représentant du troisième ventricule.

pour aller passer sous la base du tubercule bijumeau correspondant.

Chez les Oiseaux, il y a des ventricules latéraux très-développés, mais qui sont situés à une très-faible distance de la surface cérébrale. C'est dans la couche très-mince qui les recouvre, que viennent se rendre les fibres blanches dont je viens de parler. Ces ventricules sont comblés complétement par une masse très-volumineuse de substance grise qui se continue en bas, en avant, en dehors et un peu en haut, avec la partie superficielle des hémisphères. A ce niveau, par conséquent, il n'y a pas de ventricule. Cette masse de substance grise reçoit un faisceau blanc assez considérable qui paraît émaner de la partie antérieure de la couche optique correspondante, et elle est considérée par la plupart des auteurs comme un corps strié. Mais, à mon avis, c'est là une détermination qui ne doit être acceptée que sous toutes réserves. On ne trouve dans cette masse aucun des caractères des corps striés des Mammifères ; il y a bien une petite quantité de substance blanche, surtout vers la base où cette substance est mêlée à la substance grise : mais il n'y a pas apparence de striation. Tant qu'on n'aura pas fait voir que ces corps ont la même structure histologique que les corps striés, il sera permis de douter de la légitimité de l'assimilation dont il s'agit. Du reste, il y a sur le plancher du ventricule cérébral, à la partie interne et antérieure de ce plancher, en avant de la couche optique, une éminence grisâtre, piriforme, qui, par sa situation et sa configuration, rappelle assez le corps strié des Mammifères pour que l'on soit en droit de se demander si elle n'en est pas le véritable représentant.

Enfin, en avant des hémisphères cérébraux, se trouvent

les lobules olfactifs, généralement creux et communiquant avec les ventricules latéraux.

B. *Grand sympathique.*— Le système grand sympathique existe chez les Oiseaux, et les notions déjà acquises me permettront d'être très-bref et de me borner à indiquer quelques traits saillants de ce système. Il se compose, comme toujours, de ganglions et de cordons nerveux. A la région cervicale, les ganglions du système sympathique et le cordon longitudinal qui les unit les uns aux autres, sont contenus dans l'intérieur du canal qui contient l'artère vertébrale. Ce cordon cervical profond du grand sympathique présente un renflement ganglionnaire au niveau de chaque ganglion des racines des nerfs rachidiens. Outre ce cordon, il y a, en dehors du canal de l'artère vertébrale, un ou plusieurs filets qui accompagnent l'artère carotide et qui paraissent naître ou se terminer dans le ganglion cervical supérieur. Cette disposition du grand sympathique offre une certaine analogie avec celle qui existe chez les Crocodiliens. A la région cervicale inférieure, le grand sympathique reprend une disposition analogue à celle qu'il offre chez les Mammifères, et l'on trouve les ganglions thoraciques sur les nerfs intercostaux : ils donnent chacun d'assez nombreuses branches. Ce qui est digne d'attention chez les Oiseaux, c'est que, de même encore que chez les Crocodiliens, les deux cordons sympathiques, au niveau de la région sacrée, se réunissent sur la ligne médiane pour former un cordon unique, impair.

Physiologie. — Ce que nous avons déjà vu, lorsque nous nous occupions de la physiologie générale, nous permettra encore ici d'aller rapidement, car nous avons souvent pris les

Oiseaux comme sujets de nos expériences. Il n'y a presque rien à dire de particulier sur le grand sympathique dont les fonctions sont vraisemblablement les mêmes que chez les Mammifères. Ainsi, j'ai pu m'assurer que les nerfs de ce système ont sur les vaisseaux des membres la même influence que chez les Mammifères, c'est-à-dire que leur section paralyse ces vaisseaux, et que leur galvanisation détermine le resserrement des artérioles et veinules.

J'ai tenté, sur des Pigeons, de faire quelques expériences sur la partie cervicale du grand sympathique; mais les expériences de ce genre présentent des difficultés très-grandes chez ces animaux et je n'ai pas pu obtenir des résultats aussi concluants que je l'aurais désiré. J'ai cherché à couper le cordon fondamental contenu dans le canal qui loge l'artère vertébrale : il y a eu une hémorrhagie très-promptement mortelle. Pendant les quelques instants durant lesquels l'animal a survécu à l'opération, je n'ai pas constaté la moindre modification de la pupille du côté correspondant. J'ai coupé le filet nerveux qui naît du ganglion cervical supérieur et qui accompagne l'artère carotide; puis, j'ai essayé de léser le ganglion cervical en arrachant le bout central de ce filet (les tentatives que j'ai faites sur le Pigeon, pour arracher ce ganglion lui-même, n'ont pas réussi, à cause des rapports de voisinage entre ce ganglion et la carotide dont les parois sont très-faciles à rompre). Il n'y a pas eu non plus d'effet sur la pupille; mais, dans un cas, j'ai constaté de la façon la plus nette que la membrane muqueuse de la bouche et la conjonctive oculaire du côté correspondant étaient plus injectées que les mêmes membranes du côté opposé. Si ce résultat est constant, il faudra en déduire que le filet sympathique qui accompagne

l'artère carotide contient un certain nombre de fibres nerveuses ascendantes, destinées au système vasculaire de la tête.

J'ai constaté que le curare, de même que chez les Mammifères, ne produit qu'une paralysie très-incomplète des fibres nerveuses du grand sympathique chez les Oiseaux.

L'extrait de belladone, ou la solution aqueuse de sulfate d'atropine, introduits entre les paupières et mis ainsi en contact avec la cornée, n'ont pas déterminé la moindre dilatation de la pupille chez le Pigeon.

Je n'ajouterai rien à ce que je vous ai dit antérieurement pour la moelle, pour le bulbe rachidien, pour le cervelet, pour les lobes optiques.

Quant au cerveau, c'est surtout chez les Oiseaux que l'on peut observer aisément les résultats de l'ablation des hémisphères cérébraux. Les animaux de cette classe présentent d'abord une résistance très-grande aux opérations, et les phénomènes expérimentaux sont ici d'autant plus intéressants que ces animaux possèdent une intelligence non douteuse et très-comparable à celle des Mammifères supérieurs.

L'intelligence et les merveilleux instincts dont sont doués les Oiseaux se montrent d'ailleurs à des degrés divers chez ces animaux, et des naturalistes ont voulu chercher s'il n'y avait pas de caractères de poids, de volume ou de forme des lobes cérébraux, correspondant aux divers degrés du développement instinctif et intellectuel. On a observé d'abord que c'est parmi les Oiseaux que l'on trouve les encéphales les plus volumineux relativement au poids du corps, et cela surtout chez les petites espèces. Ainsi,

d'après Leuret, chez la Mésange à tête bleue, le rapport du poids de l'encéphale au poids du corps est comme 1 est à 12. Chez le Serin, la proportion est de 1 pour 14; et chez le Rouge-Gorge comme 1 est à 23.

Mais, en ne considérant que le cerveau proprement dit, et en laissant de côté la question de poids, on a cherché si les caractères morphologiques avaient quelque rapport avec les manifestations intellectuelles. Or, on a vu que les Oiseaux sont d'autant plus intelligents que la masse cérébrale se prolonge davantage en avant et en arrière, allant recouvrir plus ou moins, dans ce dernier sens, les lobes optiques et même parfois une partie du cervelet. Leuret a dressé une liste sur cette base, et ce sont des Oiseaux très-intelligents qui occupent les premiers rangs : le Perroquet, la Pie et le Corbeau. Le cerveau du Perroquet est même tout à fait hors ligne; c'est aussi ce cerveau qui offre proportionnellement les plus grandes dimensions de la base à la surface supérieure. Or, le Perroquet mérite parmi les Oiseaux d'être placé tout à fait au premier rang ; il est, comme disait Linné, le Singe de la classe des Oiseaux.

Non-seulement les Oiseaux sont au nombre des animaux les plus remarquables par leurs instincts de nidification, de migration, d'orientation, par leurs instincts d'imitation, leur chant; non-seulement chez eux l'intelligence se manifeste de la façon la plus nette ; mais encore c'est dans cette classe que l'on voit réellement apparaître les facultés affectives.

Chez la plupart de Reptiles, on peut dire que ces facultés n'existent pas, tandis que, chez les Oiseaux, elles sont tout à fait manifestes. Il est inutile de vous en citer des exemples; vous avez tous été témoins de la tendre sollicitude

avec laquelle la mère veille sans cesse sur ses petits, tant qu'ils sont encore faibles. Pour ne parler que de ce sentiment, il pousse parfois les femelles à montrer un courage bien au-dessus de leurs forces. Dans les classes inférieures de Vertébrés, nous ne trouvons rien de semblable; et, chez un bon nombre de Mammifères, ces facultés sont bien moins développées que chez les Oiseaux.

Mammifères.

Je ne veux pas revenir sur les différents faits que je vous ai exposés, relativement à l'anatomie et à la physiologie du système nerveux des Mammifères ; ce serait m'exposer à de fastidieuses répétitions. Je me bornerai à dire encore quelques mots sur le cerveau proprement dit.

Un premier fait d'anatomie comparée que je vous rappelle, c'est l'absence du corps calleux chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, ce qui rapproche leur cerveau proprement dit de celui des Oiseaux.

Les tubercules mamillaires n'existent bien distincts que chez les Primates, chez les Dauphins et chez quelques Carnassiers. Chez les autres animaux ils sont réunis en une seule masse.

Au-dessous de chaque lobe cérébral, excepté chez les Dauphins, les Phoques, les Singes et l'Homme, il y a un véritable lobe olfactif, sur lequel on distingue nettement le processus olfactif. Le lobe, son prolongement et le bulbe olfactif sont creux et communiquent avec le ventricule latéral correspondant (1).

(1) Sur la demande de M. Flourens, nous avons fait, il y a quelques années, M. Philipaux et moi, plusieurs expériences sur des Chiens, dans l'intention de contrôler l'opinion de Magendie qui pensait que les nerfs ol-

Outre la présence ou l'absence de ces diverses parties, il est d'autres considérations qui ont attiré l'attention des physiologistes. Telles sont les observations qui se rapportent à la forme, au volume, au poids du cerveau, etc. Pour la forme, elle est assez variable. En général, elle est assez allongée suivant le diamètre antéro-postérieur. Cependant le cerveau des Phoques, des Dauphins et des Baleines est plutôt arrondi, et même, chez les Cétacés, le diamètre transversal l'emporte sur le diamètre longitudinal. Le volume et le poids relatifs sont, d'une façon générale, en rapport avec le développement intellectuel. Le volume absolu est plus considérable, chez la Baleine, les grands Dauphins et l'Éléphant, que chez l'Homme. Chez l'Éléphant, par exemple, le volume est environ trois fois plus considérable que chez l'Homme. Mais si on laisse de côté ces quelques exceptions, on peut établir comme une règle générale que l'Homme a l'encéphale plus volumineux que les autres Mammifères, et cela est vrai même lorsqu'on le compare à l'encéphale d'animaux de très-grande taille, tels que l'Hippopotame, le Rhinocéros, le Bœuf et le Cheval. Outre cette évaluation absolue, il est une autre évaluation relative au poids du corps; dans ce cas, la supériorité de l'encéphale de

factifs ne sont pas les véritables nerfs de l'odorat, et que l'olfaction se fait en réalité par l'intermédiaire des nerfs envoyés à la membrane muqueuse des fosses nasales par les nerfs trijumeaux. Nous coupions en travers, et très-complétement, les parties antérieures des lobes olfactifs, ou bien nous détruisions les bulbes olfactifs, et, lorsque l'animal s'était rétabli, on le laissait jeûner pendant 36 ou 48 heures; puis, en son absence, on cachait dans un coin du laboratoire un morceau de viande cuite. Jamais les Chiens bien opérés, introduits alors dans le laboratoire, n'ont trouvé cet appât; et cependant, on avait eu le soin de choisir des Chiens de chasse.

l'Homme ne souffre presque aucune exception dans la classe des Mammifères, si on le compare à celui des animaux adultes. Les exceptions sont fournies par certains Singes, par le Saï et le Saïmiri, par exemple, chez lesquels le poids relatif de l'encéphale est plus considérable que celui de l'Homme.

Mais laissons un moment de côté ces caractères du cerveau proprement dit chez les Mammifères. Étendons notre vue comparative à toute la série animale. Nous allons voir que, d'une façon générale, le volume du cerveau devient de plus en plus considérable, au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'Homme.

Il n'y a pas de différence bien tranchée entre les Mollusques et les Articulés, sous le rapport du volume relatif des ganglions cérébroïdes. Cependant une comparaison faite avec une grande rigueur établirait un avantage en faveur des Articulés. De plus, les ganglions cérébroïdes se développent d'autant plus chez les Articulés, qu'aux phénomènes instinctifs s'ajoutent des phénomènes intellectuels, comme l'a démontré Dujardin pour l'Abeille.

Si des Invertébrés on passe aux Vertébrés, les données deviennent plus positives, et, pour ne pas me perdre dans des détails prolixes, qu'il me suffise de vous citer quelques moyennes obtenues par Leuret par un grand nombre de pesées. Ainsi, le rapport du poids du cerveau au poids de tout le corps est, en moyenne, pour les Poissons, comme 1 est à 5668 ; pour les Reptiles, comme 1 est à 1324 ; pour les Oiseaux, comme 1 est à 212, et pour les Mammifères, comme 1 est à 186.

D'autres pesées comparatives seraient tout à l'avantage des Mammifères supérieurs et surtout de l'Homme : ce

seraient celle de l'encéphale, comparée au poids des nerfs qui en naissent, et celle du cerveau, comparée au poids de la moelle épinière et du bulbe rachidien. Ainsi, plus on s'élève vers l'Homme, plus la sphère organique des fonctions intellectuelles se sépare de celle des fonctions sensitives et motrices. Les organes qui exécutent ces dernières fonctions demeurent stationnaires ou même se réduisent, tandis que l'organe des facultés intellectuelles se développe de plus en plus.

J'ai fait placer devant vous des spécimens d'encéphales de tous les ordres des Mammifères, et vous pouvez vérifier les indications que je viens de vous donner. Sur la plupart de ces encéphales, vous pouvez constater aussi la présence de nombreux replis ou de circonvolutions à la surface du cerveau. Cette disposition a attiré l'attention des observateurs ; Rolando le premier a commencé sur ces plis une étude approfondie, qui a été continuée par divers anatomistes : cette étude a été achevée de la façon la plus remarquable par M. Gratiolet, qui les a décrits avec soin et qui a rendu ainsi un bien grand service à la science. Des physiologistes ont attribué une très-grande importance à la présence et à la disposition de ces plis ; aussi dois-je vous en dire quelques mots. On ne trouve ces plis ni chez l'Ornithorhynque, ni chez certains Marsupiaux, les Sarigues par exemple, ni chez certains Édentés. Ils sont à peine visibles chez les Rongeurs, tels que le Rat, l'Écureuil, le Loir, le Lérot, et chez plusieurs Chauves-Souris, entre autres, la Pipistrelle. Les premières traces apparaissent chez l'Échidné, le Kanguroo, le Lièvre, la Marmotte, le Castor et le Porc-Épic. Leur développement est considérable chez les Ruminants, les Pachydermes, les Carnassiers ; et enfin,

ces circonvolutions sont très-marquées chez les Singes et surtout chez l'Homme.

Une première remarque à faire, relativement à la physiologie des circonvolutions, c'est que la complication de ces plis et leur existence même ne sont liées en aucune façon au degré de développement de l'instinct. Il suffit, pour s'en convaincre, de comparer le cerveau presque lisse du Castor au cerveau si riche en circonvolutions du Mouton. C'est un fait à rapprocher de ce que je vous ai dit déjà à propos de la localisation des instincts.

S'il s'agit de l'intelligence, on voit bientôt qu'il est impossible de trouver un rapport constant entre les degrés de l'intelligence et la disposition ou le nombre des circonvolutions. Si vous comparez le cerveau du Mouton au cerveau du Chien, vous voyez aussitôt de combien le premier de ces animaux l'emporterait sur l'autre en intelligence, si les circonvolutions cérébrales devaient donner la mesure des facultés intellectuelles. D'autre part, trouve-t-on au moins quelques caractères communs bien saillants lorsque l'on compare les uns aux autres les cerveaux des Mammifères les plus intelligents? Point du tout.

Les plus intelligents parmi les animaux sont les Phoques, les Dauphins, les Carnassiers, l'Éléphant et les Singes. Or, les circonvolutions sont très-différentes, comme forme et comme complication, chez ces divers animaux. Chez le Chien, elles ne sont relativement que très-peu compliquées; elles le sont beaucoup plus chez les autres; en outre, aussi bien chez le Chien que chez les autres animaux que nous venons de citer, leur arrangement est très-différent de celui qu'il présente chez l'Homme.

Dans un groupe zoologique déterminé, il peut même y

avoir de grandes différences relativement aux circonvolutions. Ainsi, chez les Singes, on remarque en général une assez grande complication des circonvolutions. Chez le Pinche, par exception, elles sont très-peu prononcées. Il n'y a donc, en réalité, aucun rapport fixe à établir entre l'étendue de l'intelligence et la disposition des circonvolutions cérébrales.

De tous les animaux, les plus intelligents sont sans contredit les Singes, et ce sont eux aussi dont l'encéphale se rapproche le plus, en général, de celui de l'Homme par ses différents caractères. Cependant, lorsqu'on examine les Singes inférieurs (Guenons et Macaques par exemple), on trouve des différences qui ne sont pas sans importance. Nous signalerons surtout : l'absence presque complète de circonvolutions sur le lobe occipital, lobe qui, bien que plus développé que chez l'Homme, ne recouvre pas en arrière tout le cervelet, comme chez ce dernier ; le moindre développement des ventricules latéraux ; la réunion des deux tubercules mamillaires en un seul ; le volume plus grand des nerfs cérébraux, comparé au volume des hémisphères cérébraux.

Mais quand on arrive aux Singes anthropomorphes, aux Orangs, Chimpanzés, Gorilles, les différences qui existaient entre les Singes inférieurs et l'Homme tendent bien à s'effacer. Comme l'ont montré Schröder van der Kolk et Vrolik, puis M. Huxley, dont les assertions ont été confirmées par plusieurs anatomistes, les caractères distinctifs assignés par M. R. Owen au cerveau de l'Homme sont inexacts. Ainsi l'on trouve chez ces Quadrumanes des ventricules latéraux conformés comme chez l'Homme, et présentant par conséquent une cavité digitale ou ancyroïde ;

dans cette cavité, on trouve un *ergot de Morand*. De plus, disons que, d'après les travaux modernes, et, entre autres, d'après ceux de M. Gratiolet, le cerveau dépasse par son bord postérieur le bord postérieur du cervelet comme chez l'Homme. Les circonvolutions ont une grande ressemblance avec celles du cerveau humain; et, si l'on envisage tout l'encéphale, on reconnaît d'autres analogies importantes, telles que, par exemple, l'existence de deux tubercules mamillaires et la saillie bien marquée des éminences olivaires. Remarquez, en passant, à propos de ce dernier caractère, quelle objection il fournit contre l'opinion qui veut faire des olives du bulbe les organes de la coordination du langage articulé.

Toutefois, il y a certainement des différences entre le cerveau des Singes anthropomorphes et celui de l'Homme, et c'est M. Gratiolet qui les a surtout démêlées. Ainsi, le le cerveau proprement dit est évidemment moins volumineux chez les Singes supérieurs, relativement à l'isthme de l'encéphale, que chez l'Homme. De plus, si l'on ne considère que les circonvolutions cérébrales, on constate que la scissure parallèle est large et profonde chez les Singes, et beaucoup moins marquée chez l'Homme. Puis, le troisième pli de passsage entre le lobe pariétal et le lobe occipital est caché sous l'opercule du lobe occipital chez les Singes, tandis que chez l'Homme il est superficiel. Enfin, pendant la période de développement, ce sont les circonvolutions temporo-sphénoïdales qui apparaissent les premières chez le Singe et le développement s'achève par le lobe frontal. C'est précisément l'inverse chez l'Homme; les circonvolutions frontales se montrent tout d'abord, les circonvolutions temporales en dernier lieu. « Et, dit

» M. Gratiolet, il résulte de ce fait une conséquence natu-
» relle ; si le cerveau humain s'arrête à quelque étage in-
» férieur de son développement, il a, même dans ce degré
» de réduction, des caractères propres à l'Homme. » Cette idée avait déjà été d'ailleurs formulée en termes très-précis par Leuret.

Y a-t-il des différences entre les diverses races humaines, sous le rapport des caractères morphologiques du cerveau ? Jusqu'ici on n'en a encore signalé aucune qui ait une valeur réelle.

Nous venons de voir les principales différences qui existent entre l'encéphale des Singes et celui de l'Homme. Après de longues discussions, auxquelles ont pris part Schröder van der Kolk et Vrolik, R. Owen, Huxley, Allen Thompson, J. Marshall, George Rolleston, tous les autres traits distinctifs, tirés de l'anatomie, qui avaient été indiqués, ont été trouvés inexacts. L'analyse chimique donnerait-elle quelques caractères différentiels bien nets ? Il est permis d'en douter. On sait que John et Couerbe avaient assuré que le cerveau des animaux ne contient pas de phosphore : mais les recherches ultérieures n'ont pas confirmé ce résultat.

En somme, les différences réelles qui existent entre l'encéphale de l'Homme et celui des Singes supérieurs sont bien minimes. Il ne faut pas se faire d'illusion à cet égard. L'Homme est bien plus près des Singes anthropomorphes par les caractères anatomiques de son cerveau, que ceux-ci ne le sont, non-seulement des autres Mammifères, mais même de certains Quadrumanes, des Guenons et des Macaques, par exemple. Car, comme le fait remarquer M. Huxley, non-seulement les circonvolutions sont plus dissemblables ; mais il y a, entre les Singes anthropomorphes et ces der-

niers Singes, un caractère distinctif important, c'est que chez ceux-ci, les tubercules mamillaires sont réunis en un renflement unique, tandis qu'ils sont au nombre de deux chez les premiers, comme chez l'Homme.

Ce n'est donc pas dans les caractères anatomiques du cerveau, ni d'ailleurs dans ceux des autres parties du corps, qu'il faut chercher une différence fondamentale entre l'Homme et les Singes. La comparaison des facultés intellectuelles de l'Homme à celles des Singes et des autres animaux les plus rapprochés de lui, sous le rapport du développement de ces facultés, peut seule nous mettre à même d'apprécier l'étendue et la profondeur de l'intervalle qui sépare l'Homme de ces animaux. C'est cette comparaison que je me propose de faire dans la prochaine leçon.

TRENTE-SEPTIÈME LEÇON.

30 août 1864.

DE L'INSTINCT ET DE L'INTELLIGENCE.

Des caractères distinctifs que l'on a établis entre l'instinct et l'intelligence. — Instincts relatifs à la conservation de l'individu, de l'espèce ; Castors, Abeilles, Fourmis. — De l'intelligence des animaux. — L'intelligence des animaux est-elle la même que celle de l'Homme ?

Nous avons étudié successivement les diverses parties du myélencéphale ; et, lorsque nous en sommes venus au cerveau proprement dit des Vertébrés, nous avons vu que la substance grise qui le constitue en partie est douée d'une activité très-différente de celle que possède la substance grise des autres départements des centres nerveux, activité qui se retrouve, avec des caractères très-analogues, dans les ganglions cérébroïdes des Annelés et des Mollusques.

Cette activité en puissance, cette virtualité, cesse à certains moments d'être *in potentia* pour devenir *in actu*. C'est cette virtualité que nous désignons, suivant les cas, sous les noms d'instinct, d'intelligence, d'affectivité ; et ses manifestations actives sont ce que nous appelons les actes ou phénomènes instinctifs, intellectuels, affectifs,

Les facultés instinctives et intellectuelles, les facultés affectives, c'est-à-dire les penchants, les sentiments, les passions, et enfin ces tendances individuelles qui constituent le caractère, tels sont les attributs physiologiques spéciaux du cerveau proprement dit. Je n'ai l'intention de parler que de l'instinct et de l'intelligence, et dans l'étude sommaire que nous allons faire de ces deux facultés, nous prendrons pour guide M. Flourens, qui a surtout contribué à dissiper les obscurités de ce difficile sujet.

De tout temps, ces questions ont préoccupé les philosophes ; mais, pendant longtemps, elles n'étaient qu'une simple thèse de métaphysique. Vous connaissez tous le système de Descartes, et je n'ai pas besoin de vous entretenir ici de la célèbre théorie de l'automatisme des animaux, qu'il considérait comme des *bêtes-machines*. Cette théorie, on le sait, fut adoptée par les disciples de Descartes ; et, naturellement, elle fut bientôt exagérée. Ainsi, pour expliquer l'antipathie du Mouton à l'égard du Loup, antipathie bien facile à comprendre, Gassendi admet qu'il y a des corpuscules qui émanent du Loup et qui frappent les yeux du Mouton, les blessent et les divisent cruellement. Buffon lui-même avait adopté ces doctrines et leur avait donné l'appui de son nom. Vous trouverez dans ses œuvres ces idées développées avec l'ampleur majestueuse qui était le caractère de son génie.

Locke, Leibnitz, Condillac, ont également traité ces questions avec de grands développements ; mais c'est surtout avec Réaumur et G. Leroy que l'étude de l'instinct et de l'intelligence sort du domaine purement psychologique, et cherche des lumières dans l'observation directe des faits. Dès que cette voie est ouverte, elle est suivie par de Geer,

par Bonnet, et enfin apparaissent les travaux de F. Cuvier et de M. Flourens, qui donnent des bases désormais solides à cette partie de la physiologie. Il faut bien le dire, en effet, l'étude de l'intelligence et de l'instinct fait partie de la physiologie expérimentale, et c'est seulement en s'appuyant sur les faits expérimentaux qu'elle peut réaliser quelques progrès sérieux.

Il m'est impossible, vous le comprenez, de faire une étude physiologique complète de l'instinct et de l'intelligence ; il me faudrait pour cela y consacrer un cours tout entier, et je ne puis qu'esquisser les traits les plus saillants du sujet. Je dois donc me borner à vous dire quelques mots de trois des questions principales qui se rattachent à cette étude.

1° Quels sont les caractères qui distinguent l'instinct de l'intelligence ?

2° Les animaux n'ont-ils que de l'instinct, ou bien sont-ils doués aussi d'intelligence?

3° Enfin, quelles sont les différences qui peuvent exister entre l'intelligence de l'Homme et celle des animaux ?

A. *Distinction entre l'instinct et l'intelligence.* — L'instinct existe chez l'Homme et chez les animaux, mais sa définition est assez difficile à formuler. « C'est, dit Dugès, » une disposition organique, tenant à la conformation » interne ou externe de l'espèce et produisant des actes » réguliers mais non raisonnés, et souvent irrésistibles, » involontaires même, quoique exécutés par les muscles » ordinairement soumis à l'empire de la volonté.» Je crois que cette formule pourrait se réduire à ceci : L'instinct est une tendance innée à accomplir certains actes non raisonnés, souvent compliqués et souvent irrésistibles. J'ai à peine

besoin d'ajouter que cette formule n'est pas complètement satisfaisante, car elle a le tort de s'appliquer à des actes qui ne sont peut-être pas du domaine des phénomènes instinctifs. Où finissent les actions réflexes sensitivo-motrices, directes ou indirectes? Où commencent les phénomènes instinctifs? C'est là une des grandes difficultés de l'étude de l'instinct, et la définition de Dugès ne nous donne aucun moyen de la surmonter. Les paupières se rapprochent au moment où l'on s'endort; l'enfant nouveau-né ferme les mains au même moment; l'Oiseau cache sa tête sous son aile : est-ce là de l'instinct? Pour moi, je ne le crois pas; et cependant la définition en question s'applique évidemment à ces phénomènes. Il y a peut-être un passage progressif des actes sensitivo-moteurs aux actes instinctifs, et la limite qui les sépare les uns des autres est, comme je le disais tout à l'heure, des plus difficiles à tracer.

Quoi qu'il en soit, on range généralement les instincts en trois classes, suivant qu'ils se rapportent *à la conservation de l'individu*, *à la conservation de l'espèce*, *aux rapports de l'animal avec les autres animaux*. Disons un mot de chacune de ces classes. Parmi les instincts relatifs à la conservation de l'individu, il faut inscrire celui qui préside au choix des aliments, qui naît avec l'animal, et subit, lorsqu'il le faut, des variations en rapport avec les métamorphoses. Le Têtard est frugivore, mais lorsque l'animal est arrivé à son développement, lorsqu'il est devenu Grenouille, il est carnivore. Le contraire se montre chez certains Insectes qui, à l'état de larves, vivent de matières animales que leurs parents ont préparées pour eux, comme je vous l'ai montré pour le Sphex, et qui, à l'âge adulte, deviennent frugivores. L'animal ne se

borne pas à prendre la nourriture qu'il rencontre, il cherche à se la procurer par tous les moyens; et, lorsqu'il doit se nourrir d'un autre animal plus agile et plus fort, il fabrique des piéges. L'Araignée tend les filets qui doivent arrêter au passage des Mouches ou d'autres insectes; et, dès qu'un prisonnier est en son pouvoir, elle le garrotte solidement après lui avoir fait une piqûre envenimée, et maîtrise ainsi ses derniers efforts. Je ne vous citerai encore qu'un exemple, parce qu'il faut me borner : c'est celui du Fourmilier ; il place, dit-on, auprès des fourmilières sa langue recouverte d'un enduit gluant, et il reste immobile jusqu'à ce que les Fourmis aient envahi en nombre suffisant ce piége animé, qui soudain rentre dans la bouche.

L'animal cherche aussi à se procurer sa nourriture en attaquant de vive force ou bien en suivant, comme un chasseur consommé, la piste d'un autre animal qui doit être sa proie, jusqu'à ce qu'il l'ait rejoint dans les conditions qui lui seront le plus favorables. Mais les animaux ne se bornent pas à la chasse ou à la pêche ; ils semblent prévoir la saison pendant laquelle ils ne trouveront plus leur nourriture, et alors ils font des provisions comme l'Écureuil, le Hamster et tant d'autres. Ils construisent des magasins pour renfermer ces aliments, qu'ils cachent avec un soin jaloux, et c'est auprès de ces magasins qu'ils établissent leurs demeures, en déployant dans cette édification une prévoyance des plus merveilleuses. S'ils doivent hiverner, ils se retirent dans un endroit isolé, abrité des vents; et ils creusent pour s'isoler le plus possible du froid extérieur ; d'autres ménagent plusieurs issues afin de s'assurer une retraite dans le cas où le danger les menacerait, et si leur demeure menace ruine, ils l'abandonnent. Enfin, si une demeure ne suffit pas

à les protéger contre l'intempérie des saisons, ils émigrent et vont chercher un climat plus favorable, ou une nourriture assurée, comme les Hirondelles, les Corbeaux, les Pigeons, etc. Pour me résumer, vous voyez que l'animal, afin d'assurer la conservation de l'individu, varie sa nourriture, construit des piéges, amasse des provisions, élève ou creuse des demeures et entreprend des voyages. Telles sont les manifestations de l'instinct appliqué à un but bien déterminé, et l'animal exécute ces actes avec une sorte de fatalité et d'une façon irrésistible.

Ce n'est pas seulement l'individu qu'il faut protéger, mais aussi l'espèce; et dans ce but apparaissent des instincts spéciaux, tels que celui de la propagation, qui rapproche les sexes. Chez les Oiseaux, une tendance instinctive les pousse à construire des nids qui sont parfois de véritables chefs-d'œuvre d'architecture, construits avec une merveilleuse précision, pour mettre les œufs à l'abri de tous les dangers; lorsque ces œufs sont pondus, la mère les couve avec persévérance: à ce moment, tous les autres instincts paraissent éteints chez elle par l'instinct de l'incubation. Ces précautions ne sont pas le privilége exclusif des Oiseaux; les animaux ne déposent pas leurs œufs ou leurs petits au hasard; ils choisissent avec une sagesse apparente le lieu qui sera le plus propre à leur développement; et, dans un certain nombre d'espèces, aussitôt après la naissance des petits, les parents s'occupent de leur éducation. Les Carnassiers se font suivre de leurs petits, lorsqu'ils croient pouvoir le faire sans danger, et ces jours-là ils ne font que de très-courtes étapes pour les habituer progressivement à la fatigue. Dureau de la Malle a observé des Oiseaux de proie, qui avaient élu domicile dans

la cour du Louvre, et qui apportaient au nid des proies vivantes, pour habituer leurs petits à les poursuivre et à s'en repaître. Certains Insectes, après avoir pondu leurs œufs, déposent auprès de ces œufs de véritables magasins de matière animale ou de matière végétale, qui serviront de nourriture aux larves dès leur naissance. Je vous ai déjà entretenu de l'admirable instinct du Sphex. Il ne tue pas les animaux qui doivent être dévorés par ses larves, mais il se contente de leur piquer les ganglions sous-œsophagien et thoracique: cette lésion détermine une sorte de léthargie chez l'animal ainsi piqué, et la proie se conserve sans se dessécher jusqu'au moment où elle servira de nourriture aux larves. Les exemples que je pourrais vous citer de cette sorte d'instinct sont très-nombreux; je mentionne rapidement l'instinct des Papillons, qui vont pondre leurs œufs sur les plantes où la larve trouvera, dès sa naissance, la nourriture qui lui convient; d'autres Insectes, les Ichneumons, par exemple, déposent leurs œufs dans le corps des Chenilles vivantes: les larves qui naissent de ces œufs se nourrissent aux dépens de la Chenille qu'elles habitent, et la font ainsi périr avant qu'elle puisse accomplir ses métamorphoses; le Nécrophore pond ses œufs dans le cadavre d'une Taupe ou d'un Rat qu'il enterre.

Mais je veux m'arrêter quelques instants à la remarquable étude du Xycolope que nous a laissée Réaumur. Cet Insecte pond ses œufs dans des morceaux de bois. Il pratique sur la partie libre d'un morceau de bois, d'un échalas par exemple, un trou vertical qui devient l'entrée d'un canal que le Xycolope creuse jusqu'à une grande profondeur. Lorsque ce canal a la profondeur voulue, l'Insecte dépose dans sa partie inférieure un premier œuf

et une certaine quantité de matières alimentaires. Il établit au-dessus de cet œuf une cloison transversale, avec de la salive et de la poussière de bois ; puis, au-dessus de cette cloison, il pond un second œuf, fabrique une nouvelle cloison, et ainsi de suite jusqu'à l'entrée de cette espèce de puits. Enfin, disons que le Xycolope a eu soin de percer au niveau de chaque loge un pertuis perpendiculaire à la direction verticale des loges, et allant de l'intérieur de la loge jusqu'à la surface extérieure du morceau de bois. De cette façon, l'Insecte, une fois les métamorphoses achevées, peut sortir sans peine de sa loge.

Je viens de vous montrer les instincts qui assurent l'existence de l'individu et la conservation de l'espèce ; mais il est encore une classe très-intéressante d'instincts : ce sont ceux qui président aux rapports de l'individu avec ses semblables, et je dois vous dire quelques mots de ces instincts sociaux.

Parmi les Mammifères, vous connaissez ces instincts à un degré très-élevé chez les Castors. Vous savez qu'à l'approche de l'hiver, les Castors se réunissent en groupes plus ou moins nombreux, pour se construire en commun des habitations qui sont bâties avec la plus remarquable industrie.

Chez les Oiseaux, ces instincts sont assez rares : on ne cite guère que le Républicain (*Loxia socia*) qui présente ces tendances sociales. J'ai hâte d'arriver aux Insectes qui, comme les Abeilles, les Fourmis et les Termites, nous offrent plus d'un point de ressemblance avec les sociétés humaines.

Les Abeilles sont placées sous le régime de la royauté. La ruche ne contient qu'une seule femelle féconde, c'est la reine ; il y a un bon nombre de mâles ou faux-bourdons,

lesquels ne participent pas aux travaux, et ces mâles, une fois qu'ils ont fécondé la reine, sont destinés à disparaître, dispersés ou mis à mort par les ouvrières. Celles-ci, au nombre de plusieurs milliers, femelles stériles, dites *neutres*, se livrent sans relâche aux plus durs labeurs. Ce sont les ouvrières qui construisent les innombrables loges garnissant la ruche, et ces loges ont des destinations diverses : les unes servent de magasins, d'autres servent de chambres pour l'éclosion des œufs. C'est dans chacune de ces chambres que la femelle dépose un de ses œufs ; et alors certaines ouvrières remplissent les fonctions de nourrices, et le font avec la plus grande sollicitude. Vous savez tous que les œufs, qui doivent donner naissance à des femelles fécondes, sont pondus dans des loges un peu différentes des autres, comme forme et comme dimensions, que les larves qui naissent de ces œufs sont nourries d'une façon particulière, et que la nourriture, pour toutes les larves, varie suivant l'âge. Vous n'ignorez pas non plus que lorsque la femelle n'a pas pondu dans les cellules dites *royales*, les ouvrières, en y portant des larves de neutres, prises dans des cellules ordinaires, et en leur donnant l'alimentation destinée aux larves de reine, modifient assez leur développement pour en faire des reines. Quelle singulière complication d'instincts! Et encore que de détails ne faudrait-il pas ajouter à ceux que je viens de vous indiquer pour faire une énumération complète de ces instincts !

Le spectacle que nous offrent les sociétés des Fourmis est peut-être plus merveilleux encore : mais malheureusement je ne puis vous en dire aussi que quelques mots. La division de ce petit peuple est assez analogue à celle des Abeilles. Il y a des mâles, des femelles et des neutres qu'on

nomme aussi ouvrières ; mais, au lieu d'une femelle unique, nous en trouvons plusieurs. Les ouvrières, qui sont des femelles stériles, sont dépourvues d'ailes ; les femelles et les mâles sont ailés : les mâles meurent peu de temps après la fécondation des femelles ; celles-ci détachent alors elles-mêmes leurs propres ailes, et, rentrées dans l'habitation, y sont retenues prisonnières par les ouvrières. C'est sur les ouvrières que je veux surtout attirer votre attention. Les ouvrières construisent les fourmilières, creusent des galeries qui se superposent et sont étayées avec soin pour éviter les éboulements. Dans ces galeries, comme chez les Abeilles, on retrouve des logements et des chambres pour les œufs. Tandis que certaines ouvrières vont chercher plus ou moins loin, soit des matériaux de construction, soit de la nourriture, d'autres sont occupées à transporter les œufs et les larves en dehors des galeries pour les exposer au soleil. Elles veillent sur ces œufs et les transportent plus loin dès que l'ombre envahit l'endroit qu'ils occupaient. Après la naissance des larves, les ouvrières les nourrissent en leur présentant des matières qu'elles dégorgent. Les Fourmis sont très-avides d'une liqueur sucrée qui sort, sous l'influence des excitations, des poils tubuleux situés à l'extremité de l'abdomen chez les Pucerons. Pour faire sortir ce suc, elles frottent légèrement avec leurs antennes l'abdomen et les poils abdominaux des Pucerons. Non-seulement les Fourmis vont à la recherche des Pucerons pour s'emparer de cette liqueur, mais encore un instinct bien remarquable les pousse à apporter ces Pucerons sur les tiges voisines de leurs habitations, de façon à les avoir à leur portée. Les Pucerons deviennent ainsi pour les Fourmis des sortes de Vaches laitières, d'où le mot dè Linné : *Aphis formicarum vacca.*

Les Fourmis de certaines espèces ne se bornent pas à ces travaux pacifiques, et parfois, pour faire la guerre à d'autres espèces, la communauté met de véritables armées en campagne. Il y a, du reste, dans quelques espèces de Fourmis et aussi parmi les Termites, des indivdus que les naturalistes nomment les *soldats*, qui sont des neutres comme les ouvrières, et qui paraissent chargés tout spécialement de la défense et de l'attaque dans les guerres que se font les tribus hostiles. Ils sont très-reconnaissables, en ce qu'ils ont, en général, une tête plus grosse que celle des ouvrières, des mandibules plus puissantes, une taille plus grande et une forme quelque peu différente. Les Fourmis d'une tribu partent donc parfois à la recherche d'une fourmilière d'une autre tribu et l'envahissent, non point dans un but aveugle, mais pour la piller. Parfois elles établissent leur domicile dans les foyers des vaincus ; mais un plus curieux instinct les pousse souvent à transporter les larves dans leur propre fourmilière; et, lorsque ces larves seront développées, le vainqueur leur impose le joug de l'esclavage. On voit alors les esclaves s'adonner à tous les travaux, tandis que leurs maîtres se livrent désormais à l'oisiveté. Quelles singulières manifestations de l'instinct! Ne croirait-on pas avoir sous les yeux le tableau d'une société humaine des anciens temps!

Si nous cherchons à trouver dans l'esquisse que je viens de tracer les caractères fondamentaux de l'instinct, nous constatons que tous les actes qui lui sont dus semblent les résultats de décisions intellectuelles prises, avec une extrême perspicacité, en vue du but à atteindre : mais nous reconnaissons tout aussitôt qu'ils se produisent, en réalité, sous une influence impérieuse, qui domine l'a-

nimal et le contraint à agir, sans que, du moins pour les circonstances principales de ces actes, on puisse invoquer l'intervention des facultés qui constituent véritablement l'intelligence, comme la mémoire, l'imagination, le raisonnement, etc. Ne voyons-nous pas, en effet, pour ne citer que des exemples décisifs, que plusieurs des actes instinctifs les plus remarquables tendent à atteindre un but dont l'animal ne peut avoir aucune notion ? L'Insecte qui n'a point connu ses ascendants et qui ne verra pas sa progéniture, lui prépare des aliments dont il ne pourrait pas se nourrir lui-même ; l'Oiseau qui est élevé dans une cage, à l'abri des variations de température, et séparé d'une façon absolue des animaux semblables à lui, éprouve, au moment de leur migration, le plus violent désir d'exécuter le même voyage qu'eux ; etc. On peut comparer, avec F. Cuvier, l'instinct à ces actes que l'habitude a fini par soustraire plus ou moins complétement au contrôle de l'intelligence et de la volonté ; mais cette comparaison laisse évidemment beaucoup à désirer. Il me semble préférable de considérer l'instinct, avec G. Cuvier et M. Flourens, comme un mode d'activité distinct et spécial de certaines parties des centres nerveux, au même titre que la sensibilité, l'excito-motricité, l'intelligence. En tout cas, il faut l'avouer, quoiqu'on sente bien que l'instinct pur diffère de l'intelligence véritable, il n'est pas aisé de tracer nettement leurs caractères distinctifs.

On a établi un contraste entre l'instinct et l'intelligence ; mais il est facile de voir que les traits de ce contraste sont bien forcés, ou, du moins, que l'opposition est beaucoup moins tranchée qu'on ne le suppose. Tout, a-t-on dit, dans l'instinct, est aveugle, nécessaire et invariable ; tandis que

tout, dans l'intelligence, est électif, conditionnel et modifiable. Que d'arguments il y aurait à opposer à ce contraste! Il n'est pas exact, par exemple, de dire que l'instinct est invariable: en effet, les nids construits par de vieux Oiseaux ne sont pas disposés de la même façon que ceux qu'établissent les jeunes; et cela montre bien que, contrairement à ce qu'on a avancé, l'expérience peut exercer une influence assez notable sur les manifestations de l'instinct. Suivant beaucoup de circonstances, ces nids peuvent varier de texture. Les Moineaux, suivant qu'ils ont établi leur nid dans un vieux mur ou sur un arbre, changent leur architecture; ils le forment presque à plat et seulement avec des débris de paille ou de plumes dans le premier cas, tandis que, dans le second, ils le recouvrent, afin de protéger leur progéniture.

On ajoute que tout est inné dans l'instinct : mais les facultés intellectuelles ne sont-elles pas innées aussi? M. Flourens a bien établi l'innéité des facultés intellectuelles : ce n'est donc point dans ce caractère qu'il faut chercher une différence. Ce qu'il faut dire, c'est que non-seulement l'instinct est inné, mais que les actes qui en dérivent, suivant chaque espèce, sont innés eux-mêmes ; et c'est ce qui constitue leur uniformité et leur nécessité dans chaque espèce ; au lieu que les actes intellectuels sont conditionnels, et peuvent se produire ou au contraire ne pas se produire.

On dit encore, avec Descartes, que dans l'instinct tout est particulier, c'est-à-dire que la faculté instinctive est adaptée à un acte spécial, tandis que tout, dans l'intelligence, serait général, c'est-à-dire applicable à l'ensemble des actes que l'animal peut exécuter. Je répète que dans ces contrastes laborieusement disposés il y a toujours quelque chose d'artificiel et par conséquent d'inexact.

Nous avons vu déjà d'ailleurs, chez les Oiseaux, des actes d'intelligence se mêler aux actes instinctifs et empêcher d'établir une distinction absolue : les exemples analogues ne manquent pas. Lorsque les Fourmis, dans leurs travaux souterrains, rencontrent un obstacle pour le forage de leurs galeries, elles cherchent à tourner cet obstacle, et, si elles ne peuvent y parvenir, elles modifient leur plan général, ou bien vont plus loin recommencer de nouveaux travaux. L'Araignée ne recommence pas une toile endommagée, mais elle la répare, sans toucher à la partie qui est restée intacte. La Chenille du hamac (*Tinea harisella*, L.), dont P. Huber a étudié l'instinct avec une admirable sagacité, agissait de même lorsqu'il détruisait un des cordages du hamac en voie de construction, pendant qu'elle était occupée à exécuter une autre partie de son travail. La Chenille savait réparer le dégât par le moyen le mieux approprié à cette fin. P. Huber a fait une autre observation des plus intéressantes, montrant que l'instinct peut ne pas naître tout d'une pièce, mais qu'il peut se développer peu à peu, degré par degré, ressemblant encore jusqu'à un certain point à l'intelligence, sous ce rapport. La construction du hamac peut se décomposer en neuf opérations successives. Or, si l'on place une Chenille n'ayant encore fait que trois de ces opérations, sur le hamac inachevé d'une autre Chenille qui a déjà fait six ou sept opérations, elle ne reprendra pas le travail au point où celle-ci l'a laissé, mais elle reconstruira un hamac nouveau. Si, au contraire, on met une Chenille ayant fait six opérations sur un hamac moins avancé, elle continuera la construction de ce hamac, en repassant par les opérations qu'elle a déjà effectuées une fois. Ainsi donc, au fur et à mesure

que son travail avance, chaque pas en amenant un autre dont la Chenille n'avait aucune idée auparavant, les opérations successives se fixent dans sa mémoire, et les souvenirs ainsi acquis peuvent être utilisés.

B. *Intelligence*.—Ces considérations me conduisent à vous parler de l'intelligence. Ainsi que vous le savez, un grand nombre d'animaux sont doués d'intelligence. Nous en trouvons déjà des indices chez les animaux inférieurs, mais les manifestations intellectuelles deviennent évidentes chez certains Articulés et surtout chez les Vertébrés supérieurs.

Que de discussions a soulevées cette question de l'intelligence des bêtes ! Il y a des traités écrits sur ce sujet. Il y en a un de Rorarius, nonce du pape Clément VII, qui tend à prouver que les animaux se servent de leur intelligence mieux que l'Homme. Sans doute cet écrivain a confondu l'intelligence avec l'instinct. Lactance et Arnobe accordent aux animaux toutes les facultés, excepté la religion ; cependant Pline comptait la religion au nombre des facultés de l'Éléphant. Au contraire, nous voyons les partisans et adeptes de Descartes refuser toute espèce d'intelligence aux animaux, et un cartésien, Régius, dit que les partisans de l'âme des bêtes ne peuvent pas se défendre d'être eux-mêmes des bêtes et des athées. Voila un argument sans réplique ! Ne vous étonnez pas trop, du reste : on voit encore de nos jours des arguments de ce genre, — arguments misérables ! — reparaître, plus ou moins déguisés, dans des discussions purement scientifiques.

Aujourd'hui, tous les naturalistes admettent que bon nombre d'animaux jouissent de facultés intellectuelles. En quoi consistent donc ces manifestations intellectuelles de l'activité cérébrale chez les animaux ? Ils ont évidemment

de la mémoire. Ai-je besoin de vous citer des exemples? Chaque jour nous en rend témoins; chaque jour nous voyons des Chevaux reconnaître le chemin qu'ils ont suivi la veille; on sait aussi qu'ils se vengent de mauvais traitements subis à une époque souvent assez éloignée. Et tous les animaux intelligents que nous pouvons observer facilement, les Chiens, les Chats, parmi les Mammifères, beaucoup de Passereaux parmi les Oiseaux, ne sont-ils pas manifestement doués de mémoire? Même chez les Invertébrés, n'y a-t-il pas encore, du moins chez quelques-uns d'entre eux, des indices non douteux de mémoire? Dire que les animaux ont de la mémoire, c'est dire qu'ils peuvent avoir des idées; et les auteurs qui ne veulent pas qu'ils aient cette dernière faculté se perdent uniquement dans une question de mots. Il ne faut pas être un Homme de génie, un inventeur illustre, pour avoir des idées. A ce compte-là, combien compterions-nous d'Hommes s'élevant au-dessus de la brute? Non-seulement les animaux ont de la mémoire et des idées, mais encore ils peuvent comparer et juger; ils peuvent, jusqu'à un certain point, réfléchir et se décider à telle ou telle action après délibération. Qui pourrait refuser aux animaux la faculté de faire des raisonnements, ébauchés si l'on veut, mais non douteux. Voyez le Chien: il comprend, en voyant son maître s'apprêter à sortir, que le moment de la promenade est arrivé; il va, il vient, il bondit impatiemment, et il pousse de joyeux aboiements. Le Chien de chasse en fait autant en voyant son maître préparer son fusil, et, une fois en plaine, il s'arrêtera de préférence à l'endroit où déjà il a fait lever du gibier. Je ne prétends pas que le Chien soit conduit à agir ainsi par un Syllogisme en forme; mais il fait alors des raisonnements analogues à

la plupart des nôtres. Chez les Singes, la ressemblance des raisonnements avec les nôtres est manifestement bien plus grande encore, surtout chez les Singes anthropomorphes. F. Cuvier a observé, dans la ménagerie du Muséum, un Orang-Outan, dont la sagacité émerveillait les visiteurs. Si on lui enlevait la chaise qui lui servait à ouvrir la porte de sa cage, il allait immédiatement en chercher une autre. Dans ses jours d'humeur, il secouait son arbre avec rage pour effrayer ceux qui en approchaient ; et, volontaire comme un enfant gâté, il se heurtait la tête sur les dalles de sa cage, lorsqu'on lui refusait ce qui avait excité sa convoitise.

Chez certains animaux on observe des rêves : ainsi le Perroquet, pendant son sommeil, prononce des mots entrecoupés ; le Chien de chasse croit encore, en dormant, poursuivre du gibier et lance des éclats de voix nuancés suivant le gibier qu'il croit poursuivre. Rappelez-vous pour ce dernier fait les vers de Lucrèce :

> Venantumque canes in molli sæpe quiete
> Jactant crura tamen subito, vocesque repente
> Mittunt et crebras redducunt naribus auras,
> Ut vestigia si teneant inventa ferarum.

Chez plusieurs sortes d'animaux, on trouve, à des degrès divers, la faculté d'imitation, faculté qui tient à la fois de l'instinct et de l'intelligence, et qui est si développée chez le Singe, parmi les Mammifères ; chez le Perroquet, parmi les Oiseaux.

Enfin, puis-je oublier dans cette rapide esquisse les sentiments et les penchants dont bien des auteurs ont doué les animaux ? Je ne cherche même pas des exemples, car tous vous avez été témoins de ces attachements singulière-

ment touchants que les animaux manifestent non-seulement pour leur maître, mais aussi parfois pour d'autres animaux. De plus, chez les animaux supérieurs, les divers individus d'une espèce diffèrent certainement les uns des autres par ces tendances cérébrales particulières qui constituent le caractère. Ces tendances se dégagent surtout et deviennent bien reconnaissables chez les animaux domestiques.

Grâce à leur mémoire et à leurs autres facultés intellectuelles, les animaux sont susceptibles d'une certaine éducation. On peut ainsi les amener à accomplir divers actes qu'ils n'auraient jamais effectués d'eux-mêmes : on peut surtout développer certains de leurs instincts, et les modifier assez, pour les tourner au profit de l'Homme. Et, chose digne d'attention ! les perfectionnements ainsi obtenus dans une suite de générations finissent par devenir héréditaires, et par faire partie des qualités de la race. C'est ce qu'on voit bien nettement, par exemple, chez les Chiens de chasse. Il est certain, d'ailleurs, que cette hérédité des modifications de l'instinct et de l'intelligence n'est pas un privilége appartenant exclusivement aux animaux. Qui ne sait que des faits plus ou moins analogues, et dont quelques-uns sont bien plus remarquables encore, se retrouvent dans l'histoire psychologique de l'Homme? Que de sentiments, naturels aujourd'hui chez l'Homme civilisé, ne sont que des résultats d'une éducation continuée de générations en générations, pendant de longs siècles !

C. *L'intelligence des animaux est-elle la même que celle de l'Homme?* — Ainsi, les animaux ont de l'intelligence ; mais cette intelligence des animaux est-elle la même que celle de l'Homme? Faut-il admettre avec Willis et Buffon,

une intelligence corporelle ou matérielle, qui serait celle des animaux, et une intelligence tenant à l'esprit, qui serait celle de l'Homme?

Cette distinction a surgi de la répugnance que l'on éprouvait à rapporter à une même cause les facultés intellectuelles des animaux et celles de l'Homme. On peut s'étonner à bon droit que Buffon et d'autres auteurs n'aient trouvé aucune difficulté à faire dépendre de la matière les facultés intellectuelles des animaux, tandis qu'ils rattachaient celles de l'Homme à une toute autre cause. Assurément la difficulté est à peu près la même dans les deux cas: nous ne saisissons pas plus la cause première des phénomènes intellectuels des animaux que de ceux de l'Homme, et nous n'avons guère à en être surpris, car, ainsi que je vous l'ai déjà dit, cette incapacité de notre intelligence est la même relativement à la cause première de tous les autres phénomènes du monde vivant ou du monde inorganique. Que savons-nous de la cause première de l'activité de la moelle épinière, de celle de la neurilité, ou de la contractilité? Que savons-nous de la cause première de l'électricité, de la chaleur, des autres forces physiques, ou du phénomène initial qui, par ses transformations, donne naissance à toutes ces forces? Rien; pas plus pour les phénomènes physiques que pour les phénomènes organiques. Il faut nous résigner à cette ignorance.

Laissons donc de côté, comme impossible à connaître, la cause première des phénomènes intellectuels de l'Homme et des animaux, et attachons-nous seulement à la cause prochaine. Nous y voyons des manifestations de l'activité cérébrale dans un cas comme dans l'autre. Nous nous dégageons ainsi de préoccupations qui sont d'un tout autre

domaine et qui ne peuvent qu'égarer les recherches scientifiques, en y mêlant des passions pour le moins inutiles. Ces prémisses posées, nous admettons sans aucune restriction que les phénomènes intellectuels des animaux sont du même ordre que ceux de l'Homme.

Il est bien évident, du reste, qu'il n'y a pas identité absolue. L'intelligence des animaux diffère de celle de l'homme par le degré ; elle diffère sans doute aussi par des nuances spécifiques plus ou moins tranchées ; et ce degré de l'intelligence est lié, ainsi que les nuances, à des différences organiques intimes, pour la plupart insaisissables. Mais il ne faut pas accepter sans contrôle toutes les différences que l'on a indiquées entre l'intelligence de l'Homme et celle des animaux les plus voisins de lui, les Singes. Ainsi on a dit que, chez les Singes, l'intelligence, très-développée dans la jeunesse, décroîtrait dans l'âge adulte ; et l'on a comparé le jeune Orang qui nous étonne par sa pénétration, sa ruse, son adresse, à l'adulte, qui n'est plus, dit-on, qu'un animal grossier, brutal, intraitable. Disons très-nettement qu'il n'y a rien là qui puisse fournir un trait distinctif. Ne voyons-nous pas le même fait se produire pour l'Homme? L'enfant est vif, gracieux, caressant, tandis que l'Homme mûr a le visage plus calme, moins mobile, moins ouvert. Et si un être ne comprenant rien à notre développement intellectuel, et ne pouvant pas, par conséquent, saisir la nature des différences qui existent entre l'Homme adulte et l'enfant, sous le rapport de l'intelligence, était chargé de les juger l'un et l'autre à ce point de vue, n'est-ce pas l'enfant qu'il mettrait au premier rang ? Et cependant combien serait grande son erreur? Eh bien! il en est de même de l'assertion qu'on a émise sur les Singes.

Non, l'intelligence ne diminue pas plus chez eux que dans l'espèce humaine, du jeune âge à l'âge adulte : au contraire, elle se perfectionne ; mais ses manifestations se modifient, parce que le caractère change.

C'est donc surtout, par le degré, que les facultés intellectuelles que nous avons reconnues chez l'animal, diffèrent de celles qui existent chez l'Homme. Mais y a-t-il des facultés qui existent chez l'Homme et qui n'existent pas chez les animaux ? Il en est une de ce genre sur laquelle tous les philosophes, Locke, Leibnitz, Buffon, s'accordent : c'est que les animaux n'ont pas le don de faire des abstractions, de se former des idées abstraites.

Mais ici encore il faut distinguer. Il y a des abstractions relatives aux objets matériels, ou plutôt aux sensations qu'ils produisent sur nous. Ce sont, par exemple, les abstractions par lesquelles nous nous formons des idées des arbres, des chiens, du rouge, du vert, de tel ou tel son, etc. En un mot, il y a des abstractions sensibles, c'est-à-dire formées à l'aide de propriétés sensibles. Eh bien ! il me paraît difficile de refuser ces idées abstraites, du moins en partie, aux animaux supérieurs, car c'est évidemment sur ces idées que s'exercent parfois leur mémoire, leur réflexion, leur raisonnement.

Quant aux idées générales abstraites, il me paraît tout à fait douteux qu'ils les aient ; qu'ils aient la moindre idée abstraite de l'infini, du temps, de l'espace, des dimensions, des nombres, des rapports, etc. Ce qui me confirme dans cette conviction qu'ils n'ont pas de ces idées abstraites, c'est que je ne suis pas sûr que l'Homme les ait lui-même. Nous sommes ici exposés à une illusion sur laquelle on a trop peu insisté. Les animaux, ou du moins certains d'entre

eux, ont une sorte de langage qui leur permet d'entrer en communication les uns avec les autres, soit par des variations ou des modulations de la voix, soit par d'autres bruits particuliers, soit par des contacts nuancés. Relativement à ce dernier mode, nous ne connaissons rien de plus remarquable que le langage antennal des Fourmis décrit par Huber. Mais, en définitive, ces modes de langage sont bien différents de celui de l'Homme. L'Homme seul possède le vrai langage articulé ; lui seul peut faire des abstractions très-variées à l'aide de ce langage ; lui seul, je n'ai pas besoin de le dire, peut ainsi faire des abstractions métaphysiques. Mais de ce que, par des mots convenus, on a pu représenter ces abstractions, il ne faut pas déduire, comme une conclusion nécessaire, que l'Homme possède des idées métaphysiques abstraites. Il n'y a guère d'idées possibles que dans le cas où il y a possibilité d'une représentation intellectuelle plus ou moins nette. Or, peut-on se représenter, d'une façon abstractive, le temps, l'espace, etc. ? Si je ne m'abuse pas, les prétendues idées générales n'existeraient donc pas en réalité, et elles ne devraient être considérées que comme des abstractions algébriques, pour ainsi dire.

Si cependant il était prouvé que nous avons des idées générales abstraites, on pourrait admettre que c'est là une différence entre les facultés intellectuelles de l'Homme et celles des animaux.

D'éminents physiologistes regardent comme une différence radicale entre l'Homme et les animaux, la faculté qu'a l'intelligence de l'Homme de se replier sur elle-même et de s'étudier elle-même. « Les animaux, dit M. Flourens, n'ont » pas la *réflexion*, cette faculté suprême qu'a l'esprit de

» l'Homme de se replier sur lui-même et d'étudier l'esprit...
» Il y a là une ligne de démarcation profonde. Cette pen-
» sée qui se considère elle-même, cette intelligence qui se
» voit et qui s'étudie, cette connaissance qui se connaît, for-
» ment évidemment un ordre de phénomènes déterminés,
» d'une nature tranchée, et auxquels nul animal ne sau-
» rait atteindre..... L'Homme est le seul de tous les êtres
» créés à qui ce pouvoir ait été donné de sentir qu'il sent,
» de connaître qu'il connaît, de penser qu'il pense. » Willis avait déjà dit : « Insuper mens humana actione reflexa seipsam intuetur, se cogitare cogitat. » En laissant de côté la forme métaphysique de cette allégation, il est clair que c'est là une différence entre l'Homme et les animaux, car bien certainement ces derniers ne se livrent pas à l'étude de la psychologie. Mais ce caractère n'appartient qu'à l'état le plus civilisé de l'Homme et ce n'est l'apanage que d'un petit nombre seulement d'individus, comparativement à la masse de ceux qui ne s'occupent point des *processus* intellectuels dont leur cerveau est le théâtre. C'est là un simple perfectionnement de l'intelligence ; ce n'est pas un caractère fondamental.

Comme caractère distinctif, on cite également la faculté d'invention qui existerait chez l'Homme et qui n'existerait pas chez les animaux. Il est clair encore ici, que les animaux sont aussi loin que possible de l'Homme sous ce rapport. Cependant on peut se demander s'ils n'ont pas quelques rudiments de cette faculté d'invention qu'on leur refuse.

Les animaux ont-ils la liberté? Cette question est des plus difficiles à résoudre. Toutefois, on peut, avec F. Cuvier, reconnaître une certaine liberté chez les animaux les plus

intelligents; et, d'autre part, l'on peut ajouter que l'Homme n'est peut-être pas aussi libre qu'il voudrait bien se le persuader.

Enfin, les animaux ont-ils ou peuvent-ils avoir le sentiment du bien et du mal? Question grave qui exigerait d'abord l'étude de ce sentiment chez l'Homme lui-même : il faudrait examiner ses conditions d'existence chez l'Homme, et vous comprenez que je ne puis pas traiter cette question incidemment.

En résumé, on trouve chez les animaux, envisagés en général, la plupart des facultés intellectuelles de l'Homme, mais à un degré bien inférieur à celui qu'elles présentent chez l'Homme. Ainsi, tandis que les instincts sont les principaux mobiles d'action chez les animaux, c'est chez l'Homme, l'intelligence qui est le principe ordinaire d'action; et les instincts qui le dirigent encore, il les anoblit souvent et les transfigure parfois, pour ainsi dire, par son intelligence. Pour ne citer qu'un exemple, qu'est-ce que l'amour platonique, sinon une déviation intellectuelle de l'instinct de la propagation?

L'Homme, grâce à la perfectibilité extrême dont il jouit comme individu et comme espèce, est arrivé à un tel niveau de développement intellectuel, que la distance énorme qui existe originellement entre lui et l'animal le plus intelligent, est devenue incommensurable. C'est à ce développement prodigieux qu'il doit son industrie merveilleuse, ses arts, ses sciences; c'est ce qui fait de lui un être non pas hors cadre, mais tout à fait hors ligne dans la série des êtres vivants.

FIN.

TABLE DES MATIÈRES.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

Paris. — Imprimerie de E. MARTINET, rue Mignon, 2.



